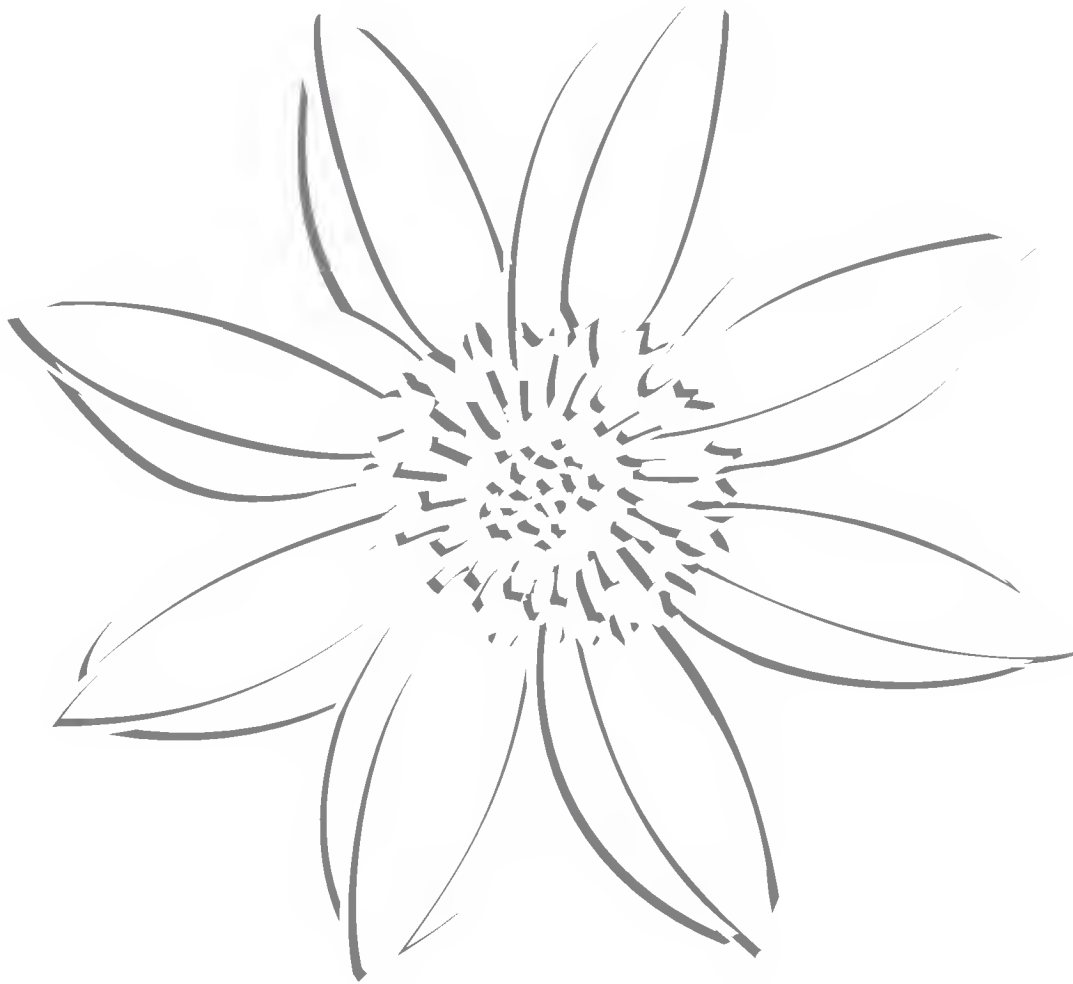


Acta Botanica Mexicana



INSTITUTO DE ECOLOGIA, A.C.



Acta Botanica Mexicana

Acta Botanica Mexicana (ISSN 0187-7151) es una publicación de Instituto de Ecología, A.C. que aparece cuatro veces al año. Da a conocer trabajos originales e inéditos sobre temas botánicos y en particular los relacionados con plantas mexicanas. Todo artículo que se presente para su publicación deberá dirigirse al Comité Editorial de *Acta Botanica Mexicana*. Pueden reproducirse sin autorización pequeños fragmentos de texto siempre y cuando se den los créditos correspondientes. La reproducción o traducción de artículos completos requiere el permiso de la institución que edita la revista. Las normas editoriales e instrucciones para los autores pueden consultarse en la página www1.inecol.edu.mx/abm

Acta Botanica Mexicana está actualmente incluida en los siguientes índices y bases de datos de literatura científica: Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Dialnet, Índice de Revistas Mexicanas de Investigación Científica y Tecnológica del CONACyT, Journal Citation Reports/Science Edition (con cálculo de factor de impacto), Latindex – Catálogo, RedALyC, SciELO, Science Citation Index Expanded y Scopus.

COMITÉ EDITORIAL

Editor responsable: Jerzy Rzedowski Rotter

Co-editor: Marie-Stéphanie Samain

Producción Editorial: Rosa Ma. Murillo Martínez

Asistente de producción: Patricia Mayoral Loera

Editores asociados:

Pablo Carrillo Reyes

Adolfo Espejo Serna

Victor W. Steinmann

Efraín de Luna García

Jorge Arturo Meave del Castillo

Sergio Zamudio Ruiz

Ma. del Socorro González Elizondo

Carlos Montaña Carubelli

CONSEJO EDITORIAL INTERNACIONAL

William R. Anderson, University of Michigan,
E.U.A.

Sergio Archangelsky, Museo Argentino de Ciencias
Naturales, “Bernardino Rivadavia”, Argentina

Ma. de la Luz Arreguín-Sánchez, Escuela Nacional
de Ciencias Biológicas, IPN, México

Henrik Balslev, Aarhus Universitet, Dinamarca

John H. Beaman, Michigan State University,
E.U.A.

Antoine M. Cleef, Universiteit van Amsterdam,
Holanda

Graciela Calderón de Rzedowski, Instituto de
Ecología, A.C., México

Alfredo E. Cocucci, Universidad Nacional de
Córdoba, Argentina

Miguel Equihua, Instituto de Ecología, A.C.,
México

Oswaldo Fidalgo, Instituto de Botanica, Sao Paulo,
Brasil

Gastón Guzmán, Instituto de Ecología, A.C.,
México

Hugh H. Iltis, University of Wisconsin,
E.U.A.

Antonio Lot, Instituto de Biología, UNAM,
México

Carlos Eduardo de Mattos Bicudo, Instituto de
Botanica, Sao Paulo, Brasil

John T. Mickel, The New York Botanical
Garden, E.U.A.

Ken Oyama, Centro de Investigaciones en
Ecosistemas, UNAM, México

Manuel Peinado, Universidad de Alcalá,
España

Peter H. Raven, Missouri Botanical Garden,
E.U.A.

Paul C. Silva, University of California,
E.U.A.

Th. van der Hammen, Universiteit van
Amsterdam, Holanda

J. Vassal, Université Paul Sabatier, Francia

NEOTIPIFICACIÓN Y RECONOCIMIENTO DE *POLIANTHES GEMINIFLORA* (LEX.) ROSE (AGAVACEAE)

ELOY SOLANO^{1,3} Y ABISAÍ GARCÍA-MENDOZA²

¹Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo, Herbario FEZA, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Apdo. postal 9-020, Iztapalapa, 09230 México, D.F., México.

²Universidad Nacional Autónoma de México, Jardín Botánico, Instituto de Biología, Apdo. postal 70-614, Coyoacán, 04360 México, D.F., México.

³Autor para la correspondencia: solanoec@unam.mx

RESUMEN

Se designa el neotipo y se presenta una descripción detallada de *Polianthes geminiflora* (Lex.) Rose (Agavaceae). Esta especie fue descrita por Juan José Martínez de Lexarza como *Bravoa geminiflora* en *Novorum vegetabilium descriptiones* en 1824. Lexarza indicó que la planta fue recolectada en los montes de Valladolid, hoy Morelia, Michoacán. En 1903, J. N. Rose transfirió la especie al género *Polianthes*. *Polianthes geminiflora* tiene una distribución geográfica amplia y exhibe una gran variabilidad morfológica. Se han reconocido tres variedades, *P. geminiflora* var. *clivicola*, *P. geminiflora* var. *geminiflora* y *P. geminiflora* var. *pueblensis*. Además se presenta una clave dicotómica para la determinación de los taxa y un listado de los ejemplares de herbario consultados.

Palabras clave: Agavaceae, *Bravoa*, neotipo, *Polianthes*.

ABSTRACT

Polianthes geminiflora (Lex.) Rose (Agavaceae) is neotypified and its detailed description is presented. This species was described by Juan José Martínez de Lexarza as *Bravoa geminiflora* and published in *Novorum vegetabilium descriptiones* in 1824. According to Lexarza, the plant was collected in the mountains of Valladolid, nowadays Morelia, Michoacán. In 1903 J. N. Rose transferred *Bravoa geminiflora* to *P. geminiflora*. *Polianthes geminiflora* has the widest geographical distribution and the highest morphological variation

of the genus. Within *P. geminiflora* three infraspecific taxa have been recognized, *P. geminiflora* var. *clivicola*, *P. geminiflora* var. *geminiflora* and *P. geminiflora* var. *pueblensis*. Furthermore, we include a key to distinguish varieties and a list of herbarium specimens consulted.

Key words: Agavaceae, *Bravoa*, neotype, *Polianthes*.

INTRODUCCIÓN

Linneaus en 1753 dio a conocer el género *Polianthes* y su tipo es *P. tuberosa*. Lo clasificó en la clase VI Hexandria y orden I Monogynia, aunque con anterioridad dicho autor en *Hortus Cliffortianus* (1738), había utilizado el nombre *Polianthes floribus alternis* para referirse a estas plantas. Años más tarde, Pablo de La Llave y Juan José Martínez de Lexarza (1824) publicaron *Novorum vegetabilium descriptiones, Fasciculus I*, en donde propusieron 13 géneros y 40 especies nuevas para la ciencia. La mayoría de ellas fueron recolectadas en los alrededores de San José del Corral, Córdoba, Veracruz y en las áreas cercanas a Valladolid, hoy Morelia, Michoacán. Lexarza (1824) propuso el género *Bravoa* con una especie *B. geminiflora*.

Rose (1903) recalcó que no existen caracteres o grupo de ellos que justifiquen su separación y transfirió *Bravoa geminiflora* a *Polianthes geminiflora*, ampliando la descripción con base en ejemplares cultivados en un jardín de Londres y otros recolectados por él mismo en el Estado de México.

Solano (2000) indicó que *Bravoa* y *Polianthes* pueden separarse con base en caracteres morfológicos. En *Bravoa* la inflorescencia es racemosa y el perianto es de color rojo, anaranjado, anaranjado-verdoso, rosado con rayas blancas, o rara vez blanco. Las flores son tubulares, colgantes o depresas, los filamentos están insertos hasta 19 mm por arriba del ápice del ovario y las flores no tienen fragancia. *Polianthes* tiene flores agrupadas en espigas, el perianto es hipocrateriforme, blanco, rosado y hasta rojo con la edad. Las flores son ascendentes, difusas o divaricadas, los filamentos se insertan por debajo de los lóbulos del perianto y las flores son fragantes. Solano (2000) concordó que estas diferencias no son suficientes para considerarlos como géneros diferentes y los separó en dos subgéneros, *Bravoa* y *Polianthes*.

Según Stafleu y Cowan (1979), el material herborizado por Lexarza no se ha localizado y algunos de los especímenes correspondientes a de La Llave se encuentran en Ginebra (G-DC), pero Espejo-Serna et al. (1993) refieren que el Dr. Spichiger

les comunicó que el único ejemplar tipo designado por de La Llave depositado en ese herbario es el de *Alamania punicea* Lex.

En los siguientes párrafos se presentan las descripciones originales de *Bravoa*, *Bravoa geminiflora* y *Polianthes geminiflora*. También se hace una descripción morfológica detallada de *P. geminiflora* y se designa el neotipo.

Bravoa Lex., in La Llave & Lex. Nov. Veg. Descr. 1: 6. 1824.

Hexandria monoginia. Flores gemini spathacei. Perigonium infundibuliforme, ore amplificato. Filamenta; sex fundo tubi inserta, longitudine perigonii. Ovarium; trigonum adhaerens. Capsula; oblonga trilocularis, trivalvis. Semina; numerosa reniformia.

B. geminiflora Lex., in La Llave & Lex. Nov. Veg. Descr. 1: 6. 1824.

Radix; bulbus solidus piriformis, tuberculis inferioribus fasciculatis. *Scapus*; longissimus, teres, articulatus, erectus, apice coloratus. *Folia*; radicalia ensiformia, patenti-reflexa, basi punctis coccineis maculata. *Flores*; alterni, gemini, penduli, breviter pedunculati, spatha squamiformi suffulti. *Perigonium*; infundibuliforme, fere cylindricum, extus puniceum, intus lutescens ore amplificato, limbo sex-dentato, dentibus tribus alternatim minoribus, paululum introflexis, omnibus obtusis brevissimis. *Filamenta*; tubi fundo inserta, filiformia longitudine perigonii, antheris versatilibus. *Ovarium*; oblongum obscure trigonum, adhaerens, stylo incrassato, filamentis longiore, stigmate triquetro. *Capsula*; oblonga trilocularis, trivalvis perigonio persistenti oblecta. *Semina*; plurima, reniformia, duplici serie in unoquoque loculamento ordinata.

Habitat in montibus Micciacanis, et prope Vallisoletum. Floret autumnis. -Lex.

Polianthes geminiflora (Lex.) Rose, Contr. U. S. Natl. Herb. 8: 12. 1903.

Bravoa coetocapnia Roem., Fam. Nat. Syn. Monogr. 4: 245. 1847.

Bravoa geminiflora Lex., in La Llave & Lex. Nov. Veg. Descr. 1: 6. 1824.

Coetocapnia geminiflora Link & Otto, Ic. Pl. Rar. Hort. Berol. t. 18. 35. 1828.

Zetocapnia geminiflora Link & Otto, loc. cit. t.18. 35. 1828.

Bravoa graminiflora Hemsl., Biol. Centr.-Am. 3: 338. 1884.

Bulbs rather shallow, giving off several thickened roots; stem 4 to 7 dm. tall, perfectly glabrous throughout; basal leaves several, 3 to 5 dm. long, 10 to 13 mm.

broad; stem leaves 3 or 4, becoming successively shorter; racemes 2 to 4 dm. long; flowers in a few (6 or more) distant pairs; pedicels slender, 6 to 10 mm. long; perianth rather pale red or orange-colored, about 2 cm. long, strongly bent downward near the base; lobes short and broad, rounded at tip and slightly puberulent just below the tip (Rose, 1903).

Specimens examined: "England: Cultivated specimens taken from garden in London. State of Mexico: Meadow swells, valley of Toluca, *C. G. Pringle*, August 19, 1892 (no. 4215), and also from low meadows at Flor Maria, July 28, 1890 (no. 3633); near Tultenango, *J. N. Rose*, July 13, 1901 (no. 5420)."

Type locality: "In montibus Micciacanis, et prope Vallisoletum," or, as Hooker translates (Vol. 79, plate 4741.) "mountains of Valladolid and Miciciacan." Valladolid (now Morelia) is a town of the State of Michoacan.

Rose (1903) consideró a los tallos modificados como bulbos. Estudios recientes llevadas a cabo por González (1998) y Solano (2000) refieren que estas plantas presentan dos tipos de tallos hipógeos, un cormo con yemas y raíces contráctiles, por encima de éste se desarrolla un bulbo conformado por las bases de las hojas. El tallo de 4 a 7 dm de alto descrito por Rose, corresponde al pedúnculo floral, mientras que, el racimo de 2 a 4 dm alude a la parte fértil del mismo. La descripción original es breve, aquí se presenta con más detalle, basada en caracteres vegetativos y reproductivos y se designa un neotipo ante la ausencia de material original.

t (Lex.) Rose, Contr. U. S. Natl. Herb. 8: 12, f. 4. 1903. *Bravoa geminiflora* Lex., in La Llave & Lex. Nov. Veg. Descr. 1: 6. 1824. *Agave duplicata* Thiede & Eggli, Kakteen And. Sukk. 50(5): 111. 1999. TIPO: MÉXICO: *Micciacanis* (Michoacán): *in montibus Micciacanis, et prope Vallisoletum*, *J. M. Lexarza*, sin haberse encontrado. NEOTIPO aquí designado: MÉXICO, Michoacán, Morelia, 4 km al sur de Jesús del Monte, 20 julio 1986, *J. Rzedowski* 39338 (neotipo: ENCB, isoneotipo IEB). Figs. 1, 2.

Coetocapnia geminiflora Link & Otto (*Zetocapnia*), Icon. Pl. Rar. Hort. Berol. 35, t. 18. 1828. *Bravoa coetocapnia* (Link & Otto) M. Roemer, Fam. Nat. Syn. Monogr. 4: 245. 1847. TIPO: MÉXICO: *In regno Mexicano ad rincon de Temascaltepec*, *F. Deppe s.n.*, s.f. (holotipo: t. 18).

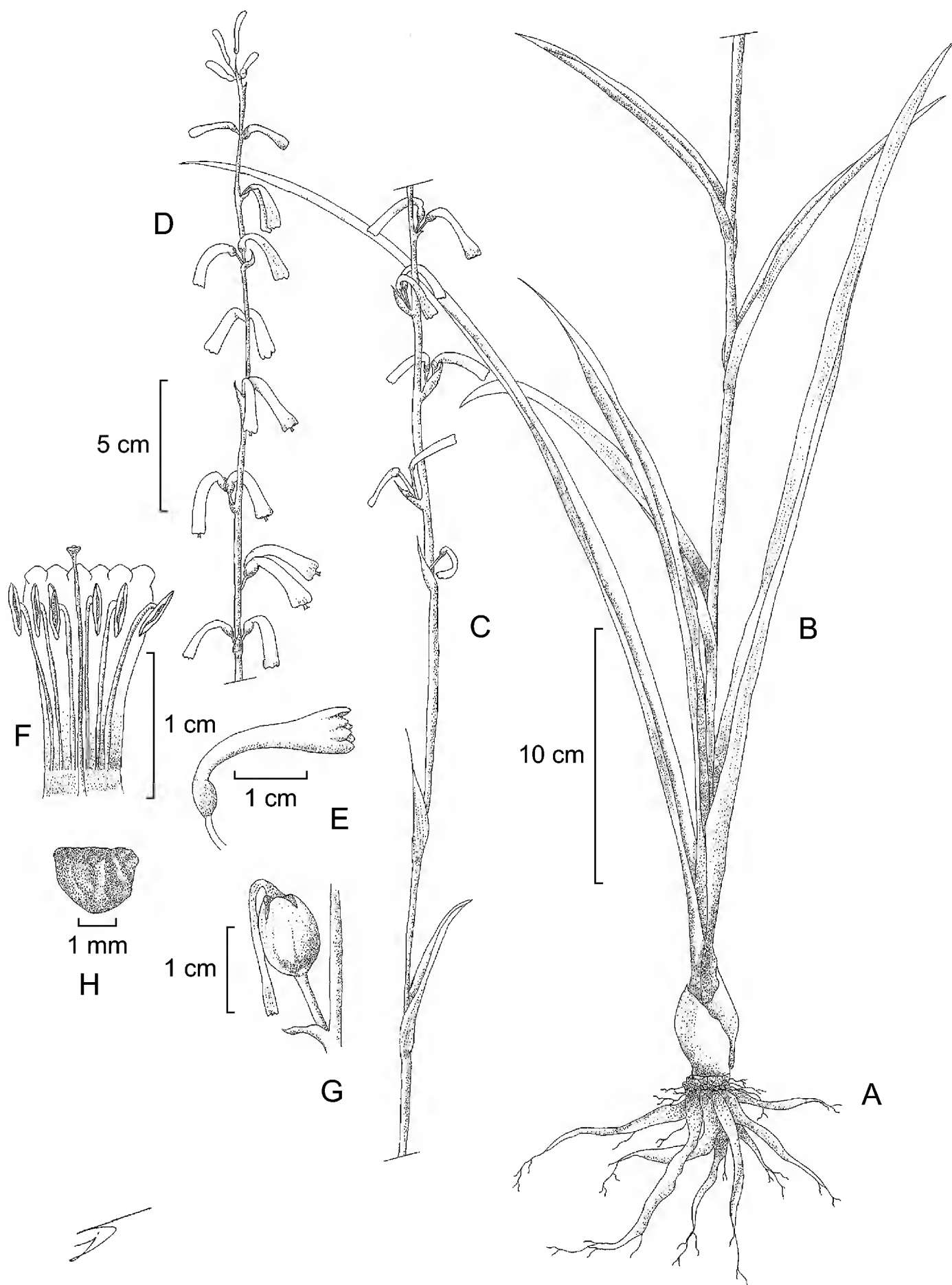


Fig. 1. *Polianthes geminiflora*. A. raíces contráctiles, corno y bulbo; B. roseta y base del pedúnculo floral; C y D. porción media y distal de la inflorescencia; E. flor; F. flor disecada; G. fruto; H. semilla. Ilustración basada en el ejemplar *E. Solano C. y C. Correa D. 1131* (FEZA, MEXU).



Fig. 2. Neotipo de *Polianthes geminiflora* (Lex.) Rose, J. Rzedowski 39338 (ENCB).

Robynsia geminiflora Drapiez in Lem., Hort. Universel 2: 231. 1841. TIPO: MÉXICO: De una planta viva cultivada en Bruselas, descubierta en México por *H. Galeotti s.n.*, s.f. (holotipo: t. 36).

Polianthes americana Sessé & Mociño, Pl. Nov. Hisp. ed. 2. p. 50. 1893. TIPO: MÉXICO: *In Sancti Angeli hortis prope Mexicum*. *Polyanthes tubulata* Sessé & Mociño, Fl. Mex. ed. 2. p. 88. 1894.

Hierbas perennes. Cormo 1.5-2.7 cm de largo, 1.0-2.0 cm de diámetro, cilíndrico, con raíces contráctiles carnosas y fibrosas. Bulbo 1.8-4.0 cm de largo, 1.3-3.0 cm de diámetro, ovoide, cubierto por las bases de las hojas secas. Hojas 2-6(-8) por roseta, alternas espiraladas, (8-)12-35(-50) cm de largo, 1-25(-37) mm de ancho, linear-lanceoladas a largamente atenuadas hacia el ápice, margen entero, denticulado, papiloso o eroso, ápice agudo; envés liso, base de las hojas con máculas purpúreas. Inflorescencia racemosa, laxa, densa hacia su porción distal, 35-100(-154) cm de largo, incluido el pedúnculo floral, con la base glabra, 5-15(-28) nudos florales; primera bráctea estéril, 4.5-31 cm de largo, 1-23(-28) mm de ancho, atenuada hacia el ápice, linear a lanceolada, ápice agudo, margen liso, papiloso, denticulado o eroso, las siguientes reduciéndose gradualmente en tamaño hacia la porción distal; primera bráctea floral 0.5-1.0(-2.0) cm de largo, ovado-lanceolada u ovada, algunas veces con el ápice obtuso, comúnmente acuminado o caudado, bracteolas dos, 1.5-3.0 mm de largo, lineares, lanceoladas a ovadas, ápice agudo a acuminado, escariosas. Flores pediceladas, pedicelos (0.3-)1.0-1.8 cm de largo, tubulares, geminadas, colgantes, rojas, anaranjadas o de color coral; boca del tubo regular a ligeramente oblicua, sin fragancia; tubo periantal 14-21 mm de largo, 1-3(-5) mm de ancho en la base de los lóbulos, lóbulos externos e internos mucho más cortos que el tubo, ligeramente desiguales, 2-3(-5) mm de largo, 1.0-2.5 mm de ancho, ovados, orbiculares, suborbiculares a transversalmente elípticos, erguidos, cuculados, ápice obtuso a redondeado, con un mechón de tricomas cortos de color blanco; estambres inclusos, filamentos filiformes, (5-)10-21(-24) mm de largo, insertados 2-5 mm por arriba del ápice del ovario, blancos; anteras 3-6 mm de largo, lineares, amarillas, versátiles, estilo 1.0-2.5 cm de largo, a veces tan largo como el tubo del perianto, filiforme, blanco; estigma trilobado. Fruto capsular, 0.7-1.7 cm de largo, 0.5-1.2 cm de ancho, globoso, coronado por restos del perianto. Semillas de 2-4(-5) mm de largo, 2-3 mm de ancho, semicirculares vistas de perfil, planas, dispuestas en dos hileras por lóculo, negras, brillantes u opacas.

Distribución. Se distribuye desde Durango y Nayarit en el noroeste hasta Puebla y Guerrero en el sur (Fig. 3), en altitudes de 900 a 2460 m.

Polianthes geminiflora es la especie del género con mayor amplitud geográfica y ecológica, por consiguiente es muy diversa morfológicamente. Esta variabilidad se refleja en el tamaño de la planta, las hojas, las brácteas, la inflorescencia y el número de nudos fértiles. La variación en la forma y el tamaño del tubo del perianto, no es tan evidente y según McVaugh (1989) puede ser más aparente que real.

Con base en el tipo de margen de las hojas, McVaugh (1989) distinguió dos variedades: *Polianthes geminiflora* var. *geminiflora* y *P. geminiflora* var. *clivicola*. La primera de ellas tiene una amplia distribución geográfica en México, mientras

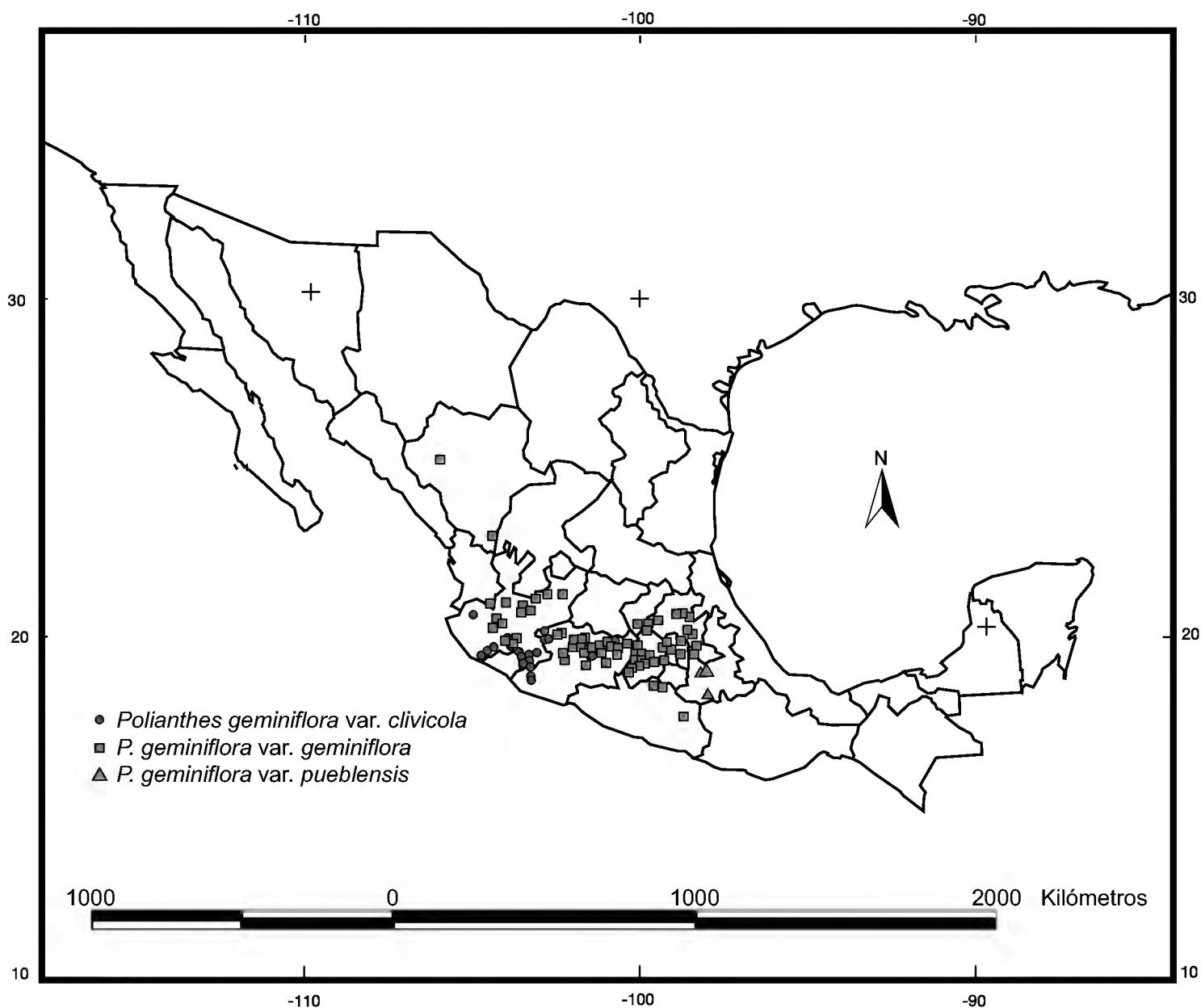


Fig. 3. Distribución geográfica de *Polianthes geminiflora* (Lex.) Rose.

que la segunda es endémica del sur y oeste de Jalisco y Michoacán. García-Mendoza y Solano (2007), propusieron además a *P. geminiflora* var. *pueblensis*, propia del estado de Puebla. Estos taxa se separan de acuerdo con la siguiente clave:

- 1 Hojas con los márgenes enteros o papilosos, papilas en el envés, hojas 3-37 mm de ancho
 - 2 Margen de las hojas translúcido, entero, hialino o escarioso, revoluto
..... *P. geminiflora* var. *clivicola*
 - 2 Margen de las hojas verrucoso-papiloso, frecuentemente eroso o irregularmente papiloso *P. geminiflora* var. *geminiflora*
- 1 Hojas con los con márgenes regularmente denticulados, papilosas en el envés, hojas 1-2 mm de ancho *P. geminiflora* var. *pueblensis*

Polianthes geminiflora (Lex.) Rose var. *clivicola* McVaugh, Fl. Novo-Galiciana 15: 250, 1989. *Agave duplicata* Thiede & Eggli ssp. *clivicola* (McVaugh) Thiede & Eggli, Kakteen And. Sukk. 50(5): 111. 1999. TIPO: MÉXICO: Jalisco: 10 miles south of Autlán, 5 august 1949. R. L. Wilbur y C. R. Wilbur 2133 (holotipo: MICH!).

Hierbas perennes. Hojas 2-4(-8) por roseta, (15-)25-30(-50) cm de largo, (3-)15-25(-37) mm de ancho, lineares, margen delgado, translúcido, hialino o escarioso, liso, generalmente muy angosto. Inflorescencia racemosa, (20-)45-100(-154) cm de largo; primera bráctea estéril, 4.5-15(-30) cm de largo, 4-28 mm de ancho, margen translúcido, entero, hialino o escarioso, revoluto. Flores con el tubo periantal de 14-20 mm de largo, 1-3 mm de ancho por debajo de los lóbulos, lóbulos internos y externos 2-4 mm de largo, 1.5-2.5 mm de ancho; filamentos 9-15 mm de largo, insertados 2-3(-5) mm por arriba del ápice del ovario, anteras 3.5-5.0 mm de largo. Fruto 0.7-1.0 cm de largo, 0.7-1.0 cm de ancho.

Fenología. Florece de junio a agosto y fructifica de septiembre a noviembre.

Hábitat y distribución. Se encuentra en áreas abiertas de bosque de encino, pino, pino-encino, encino-pino, pastizales y selva mediana subcaducifolia en ecotonía con bosque de encino. En suelos de color rojo, amarillo, negro o pardo oscuro; con textura arcillosa o arenosa, profundos, muy húmedos a veces con problemas de drenaje; en poblaciones muy localizadas y con pocos individuos, a veces forma grupos relativamente grandes. Se distribuye en Jalisco y Michoacán. En altitudes de 900 a 2200 m.

Nombre común. Coralillo (Michoacán).

Ejemplares examinados: **JALISCO:** Mpio. Autlán de Navarro: 30 julio 1989, *A. Espejo & A. R. López* 3750 (UAMIZ); 18 to 20 miles southwest of Autlán, 23 julio 1951, *H. Scott* 10971 (MEXU, MICH). Mpio. Casimiro Castillo: cerro de microondas puerto los Mazos entre Autlán de Navarro y Casimiro Castillo, 22 agosto 1987, *M. Cházaro & P. Hernández* 4946 (IEB, XAL). Mpio. Pihuamo: sobre la carretera 110 yendo de Tecalitlán hacia Pihuamo, entre los kilómetros 139-143, 11 agosto 1996, *E. Solano & C. Correa* 866 (FEZA, MEXU); carretera 110 Pihuamo - Colima, entre los km 171 y 172, aproximadamente 1 km antes de llegar a Santa Cruz, 3 km al SW de Pihuamo, 11 agosto 1996, *E. Solano & C. Correa* 867 (FEZA, MEXU). Mpio. Tamazula: cerca de Agua Hedionda, más o menos 45 km al E del aserradero sobre el camino a Manuel M. Diéguez, 26-27 octubre 1973, *J. Rzedowski & R. McVaugh* 1126 (MICH); casi 13 km al E de Tamazula, sobre la brecha a San Juan de la Montaña, 19 octubre 1989, *J. Villa et al.* 98 (IEB). Mpio. Tapalpa: 10 km al S de Tapalpa camino a Venustiano Carranza, *E. Lott et al.* 400 (ENCB, XAL). Mpio. Tecalitlán: Barranca de San Juan de Dios, about 15 km east of Pihuamo, eastern slopes of Sierra de los Corales, 24 octubre 1963, *J. V. A. Dieterle* 3021 (MICH); Puente San Pedro, 5 miles SW of Tecalitlán, 9 agosto 1957, *R. McVaugh* 16016 (MEXU, MICH); ca. 10 km al E de Tecalitlán, sobre la brecha a la Nogalera y Jilotlán, 11 octubre 1989, *J. Villa & J. Chávez* 94 (CHAPA). Sin municipio especificado: Cerro Santa María, 8-10 km southwest of Jiquilpan and ca. 5 km northeast of Quitapan, Jal., 8-9 agosto 1959, *C. Feddema* 224 (MICH); La Palma, 9 junio 1892, *M. E. Jones* 460 (MICH, US); al SE de la laguna de Chapala, 10 junio 1892, *M. E. Jones* 469 (MICH), 1.5 km N of Pihuamo, 31 julio 1960, *H. Iltis et al.* 629 (MEXU, MICH); Sierra del Halo, near a lumber road leaving the Colima highway 7 miles south-southwest Tecalitlán and extending south easterly toward San Isidro, 13 agosto 1957, *R. McVaugh* 16120 (IEB, MICH, NY); 48 miles from junction of bypass to Colima, 26 julio 1975, *Wallace et al.* 319 (ENCB). **MICHOACÁN:** Mpio. Coalcomán: Filo de Salitre, 9 octubre 1938, *G. B. Hinton et al.* 12165 (GH, MICH, NY, RSA); S. Naranjillo, 13 julio 1939, *G. B. Hinton* 13921 (GH, NY); Puerto Zarzamora, east of Coalcomán, 3 agosto 1939, *G. B. Hinton* 15042 (GH, IEB, MICH, NY, RSA). Mpio. Villa Madero: Poruás, 13 noviembre 1987, *H. Díaz* 4984 (MEXU). Mpio. Zinapécuaro: Ucareo, 12 julio 1986, *S. Zamudio* 4115 (IEB, MEXU).

Polianthes geminiflora (Lex.) Rose var. *geminiflora*. *Agave duplicata* Thiede & Eggli ssp. *duplicata*, *Kakteen And. Sukk.* 50(5): 111. 1999.

Hierbas perennes. Hojas 2-4 por roseta, 13-25 cm de largo, (1.5-)5-15 mm de ancho, lineares, margen verrucoso-papiloso, frecuentemente eroso o irregularmente papiloso. Inflorescencia un racimo, (20-)40-90(-125) cm de largo; primera bráctea estéril, (6-)10-31 cm de largo, 2-10 mm de ancho, margen papiloso. Flores con el tubo periantal de 14-20 mm de largo, 1-3(-5) mm de ancho por debajo de los lóbulos; lóbulos exteriores e interiores, 2-4(-5) mm de largo, 1.5-2.5 mm de ancho; filamentos 5-15(24) mm de largo, insertados 2-3(-5) mm por arriba del ápice del ovario; anteras 3-6 mm de largo. Fruto 0.7-1.0(-1.7) cm de largo, 0.7-1.2 cm de ancho.

Fenología. Florece de junio a agosto y fructifica de septiembre a noviembre.

Hábitat y distribución. Crece en áreas abiertas de bosque de encino, pino, pino-encino, encino-pino y *Juniperus*; matorral xerófilo y pastizal. Se desarrolla sobre suelos profundos de color rojo, negro, pardo-oscuro, con textura arcillosa o arenosa, muy húmedos, a veces con problemas de drenaje. Las poblaciones pueden ser pequeñas o grandes. Se distribuye en el Distrito Federal, Durango, Estado de México, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Querétaro y Tlaxcala. En altitudes de 900 a 2460 m.

Nombres comunes. Hierba de la pipa (Durango), coralillo, flor de María, perrito (Estado de México); calzoncito de San Miguel, *charanguini* en purépecha, coral, coralito, lirio (Michoacán).

Ejemplares examinados: **DISTRITO FEDERAL:** Valle de México, agosto 1954, *D. B. Gold* 582 (MEXU); Sierra de Guadalupe, al N de la ciudad de México, agosto 1952, *L. Paray* 573 (ENCB); Sierra de Guadalupe, 11 agosto 1940, *F. Miranda* 584 (MEXU); Sierra de Guadalupe, Cerro Grande, 5 km al NNW de Cuauhtepac, 30 junio 1973, *S. Moreno* 249 (ENCB, MEXU); Sierra de Guadalupe, 5 km al NNW de Cuauhtepac, 29 agosto 1971, *J. Rzedowski* 28585 (MICH). **DURANGO:** Mpio. Mezquital: 19 km al SW de Charcos, camino a Santa María Ocotán, 5 octubre 1983, *R. Fernández* 1834 (ENCB). Mpio. Tepehuanes: Mesa de los Nayar, 14 septiembre 1989, *O. Bravo* 510 (CHAP). **ESTADO DE MÉXICO:** Mpio. Aculco: Fondó, frente a la Escuela secundaria Gustavo Baz, 15 julio 1995, *E. Solano et al.* 796 (FEZA, MEXU). Mpio. Atizapán: 4 km al N de Atizapán, cerca de Madín al S de la Colmena, 21 agosto 1968, *J. Rzedowski* 26007 (MICH); Cerro del Tigre al NW de Atizapán, 4 agosto 1974, *J. Rzedowski* 31999 (CHAPA, ENCB, MEXU). Mpio. Coyotepec: ladera W de la sierra de Alcaparrosa, cerca de la torre de microondas, 7 septiembre 1980, *R. Galván* 677

(ENCB, IEB); parte alta de la sierra de Alcaparrosa, 5 km al W de Coyotepec, 16 septiembre 1981, *R. Galván 1018* (ENCB); parte alta de la sierra de Alcaparrosa, 5 km al W de Coyotepec, 28 agosto 1983, *R. Galván 1419* (ENCB); 8 km al NW de Tepotzotlán, 2 km adelante de la estación retransmisora, 14 agosto 1981, *J. García 1468* (CHAPA); ladera W de la Sierra Colorada, a un costado de la estación retransmisora, 1 agosto 1997, *E. Solano et al. 1103* (FEZA, MEXU). Mpio. Nicolás Romero: 1 km al W de Magú, 27 junio 1963, *J. Rzedowski 16831* (ENCB, MICH); 2 km al NW de Magú, 1 agosto 1997, *E. Solano et al. 1100* (FEZA, MEXU); 1 km al NE de Miranda, sobre la cima de la loma Xalango, 3 km al SE de Cahuacán, 1 agosto 1997, *E. Solano et al. 1102* (FEZA, MEXU). Mpio. Otumba: 18 julio 1981, *M. Castilla & J. D. Tejero 1366* (IZTA). Mpio. San Felipe del Progreso: carretera Villa Victoria - El Oro, 14 km al N de la Palizada, alrededores del vivero municipal, 23 agosto 1997, *E. Solano & C. Correa 1131* (FEZA, MEXU); carretera Villa Victoria - El Oro, 4 km al N de la Palizada, San Miguel Agua Bendita, 23 agosto 1997, *E. Solano & C. Correa 1132* (FEZA, MEXU). Mpio. San Martín de las Pirámides: las Tetillas del Cerro Gordo, 18 julio 1981, *M. Castilla & J. D. Tejero 1366b* (ENCB). Mpio. Tejupilco: sierra de Nanchititla; 18 agosto 1979, *E. Guizar 586* (CHAP, MEXU). Mpio. Temascaltepec: Mina de Agua, 24 agosto 1932, *G. B. Hinton 1412* (NY, US). Nanchititla, 14 agosto 1933, *G. B. Hinton 4527* (NY, RSA, US); Mina de Agua, 24 agosto 1933, *G. B. Hinton 4456* (GH, NY, RSA). Mpio. Tepotzotlán: sierra de Alcaparrosa, 12 julio 1983, *J. E. N. Reynoso 907* (IZTA); 5 km al NW de Tepotzotlán, 29 julio 1971, *J. Rzedowski 28302* (ENCB, MICH). Mpio. Texcoco: 8 km al E de Coatlinchán, 2 agosto 1981, *R. Galván 954A* (CHAP, ENCB, IEB, UAMIZ); 8 km al E de Coatlinchán, 20 julio 1967, *J. Rzedowski 24071* (ENCB, MEXU, MICH); 8 km al E de Coatlinchán, 16 agosto 1977, *J. Rzedowski 35150* (ENCB, MEXU); carretera Texcoco - Tlaxcala a la altura del km 41, 8 julio 1995, *E. Solano et al. 789* (FEZA, MEXU); Coatlinchán, 10 km al SE de Coatlinchán, sobre el camino de terracería hacia el Cerro Quetzaltepec, 26 junio 1997, *E. Solano & C. Correa 1087* (FEZA, MEXU); Coatlinchán, 12 km al E de Coatlinchán, 26 junio 1997, *E. Solano & C. Correa 1089* (FEZA, MEXU); Coatlinchán, 13 km al SE de Coatlinchán, falda W del Cerro Quetzaltepec, *E. Solano & C. Correa 1090* (FEZA, MEXU); Tequesquinahuac, 1 km al E de Tequesquinahuac, camino de terracería a San Pablo Ixayoc, 27 junio 1997, *E. Solano & C. Correa 1091* (FEZA, MEXU). Mpio. Tlalnepantla: cerca de Tlalnepantla, 7 julio 1951, *E. Matuda 21688* (MEXU). Mpio. Toluca: 20 miles West of Toluca, 12 julio 1940, *C. L. Hitchcock & L. R. Stanford 7123* (US). Mpio. Valle de Bravo: septiembre 1952, *E. Lyonnet 954A* (MEXU). Mpio. Villa Victoria: rancho Buena Vista, km 40 carretera Toluca -

Zitacuaro, 24 julio 1989, *A. R. López & A. Espejo* 876 (IEB, MEXU, UAMIZ); aproximadamente, 6 km al N de Villa Victoria, sobre la carretera Villa Victoria - El Oro, 23 agosto 1997, *E. Solano & C. Correa* 1130 (FEZA); cerca de la presa, 6 km al SW de Villa Victoria, 6 julio 1985, *J. C. Soto et al. s/n* (MEXU); km 4 Villa Victoria - El Oro; 30-31 agosto 1986, *J. D. Tejero & M. Castilla* 2545 (IZTA). Sin municipio especificado: 20 miles west of Toluca, 12 julio 1940, *C. L. Hitchcock & L. R. Stanford* (US); km 165.5 carretera México - Morelia, septiembre 1983, *G. Palomino et al.* 72 (MEXU); km 19 México - Toluca al norte, 20 agosto 1940, *I. Langman* 2748 (MEXU); Cerro de Nanchititla, Distrito de Tejupilco, en la falda sur, 8 septiembre 1954, *E. Matuda* 31592 (MEXU); sin localidad, 28 julio 1890, *C. G. Pringle* 3633 (GH); Valley of Toluca, 19 agosto 1892, *C. G. Pringle* 4215 (GH, MEXU, NY, UC, US); Cerro de la Cruz, 5 km al NW de Tepetzotlán, 23 julio 1974, *J. Rzedowski* 31968 (ENCB, MEXU). Sin municipio especificado: Sierra de Guadalupe, falda norte, 17 junio 1951, *E. Matuda* 21356 (MEXU); Sierra de Guadalupe, falda norte, 22 julio 1951, *E. Matuda* 21530 (CHAP, ENCB, MEXU, UAMIZ); Estado de México, 11 agosto 1885, *W. Schumann* 1475 (US). **GUERRERO:** Mpio. Taxco: sin localidad, 21 julio 1937, *R. Q. Abbott* 265 (ENCB, GH); between Casahuates and small reservoir at head of waterfall above town on mountains west of and above Taxco, 17 agosto 1948, *H. E. Moore & C. E. Wood* 4575. Mpio. Tlapa: Aguatecocomolitic, 1 km al N de Chiepetepec, carretera Tlapa - Chilapa, 13 de agosto de 1999, *A. García M. et al.* 6886 (MEXU). **HIDALGO:** Mpio. Ajacuba: Los Pechitos al sur del poblado de Ajacuba, vertiente N de la sierra del Monte Alto de Temoaya, ejido Ajacuba, 17 agosto 1990, *I. Díaz et al.* 889 (MEXU). Mpio. Huasca de Ocampo: camino a Zembo, 4 km al SSE de Huasca, 19 agosto 1989, *M. Medina & M. A. Barrios* 3929 (MEXU); 3 km al SE de Huasca, 28 junio 1997, *E. Solano & C. Correa* 1094 (FEZA, MEXU). Mpio. Huichapan: Presa Madero, 12 km al E de Huichapan, 24 junio 1980, *R. Hernández & R. Hernández* 4556 (MEXU, XAL); 5 km al E de Jonacapa, 17 km al E de Huichapan, 25 junio 1980, *R. Hernández & R. Hernández* 4588 (MEXU). Mpio. Zacualtipán: Piedra Blanca, 5 agosto 1995, *J. Reyes et al.* 3501 (FEZA); aproximadamente 20 km antes de llegar a Zacualtipán, viniendo de Atotonilco el Grande, 29 junio 1997, *E. Solano & C. Correa* 1095 (FEZA, MEXU); aproximadamente 18 km antes de llegar a Zacualtipán, viniendo de Atotonilco el Grande, 29 junio 1997, *E. Solano & C. Correa* 1096 (FEZA, MEXU); aproximadamente 2 km antes de llegar al ejido Atopixco, sobre la carretera Atotonilco el Grande - Zacualtipán, 29 junio 1997, *E. Solano & C. Correa* 1098 (FEZA, MEXU). Sin municipio especificado: 5 km al E de Jonapan, 17 km al E de Huichapan, 25 junio 1980, *R. Hernández & R. Hernández* 4588 (MEXU); near

Buenavista, 4 agosto 1904, *C. G. Pringle* 13221 (GH, MICH); between Somoriel and Las Lajas, 5 agosto 1905, *J. Rose et al.* 9164 (GH, NY). JALISCO: Mpio. Ixtlahuacán: several miles south of Ixtlahuacán on México hwy 71, 21 julio 1957, *R. M. Straw & D. P. Gregory* 996 (MICH). Mpio. San Cristóbal de la Barranca: 10 km al N de la desviación a San Cristóbal de la Barranca, carretera a Tesistán, antes de llegar al devisadero, 4 de agosto 1988, *A. Flores et al.* 1017 (IEB, MEXU); San Cristóbal de la Barranca, 16 agosto 1990, *A. R. López & A. Espejo* 1347 (UAMIZ). Mpio. Tapalpa (Venustiano Carranza): 3 km al W de la Frontera, 10 julio 1990, *J. J. Guerrero et al.* 850 (IEB); potrero las Manzanillas, 6 agosto 1924, *S. Walker* 74 (NY). Mpio. Tequila: Cerro de Tequila, km 7 de la terracería, 6 septiembre 1988, *S. González s/n* (MEXU). Mpio. Zapopan: km 14 por la carretera Zapopan San Cristóbal de la Barranca, 18 septiembre 1989, *F. J. Santana* 1967 (MEXU). Sin municipio especificado: Barranca of Guadalajara, hwy 41, 8 km W and S of Puente Guadalupe, 15 septiembre 1983, *W. R. Anderson* 12655 (ENCB, MICH, NY); Jalisco, junio-octubre 1886, *E. Palmer* 346 (NY, US); upper edge on marsh meadow by road to Tapalpa 12 mi, W of jct. with road to Colima, 11 agosto 1966, *R. Kral* 27584 (ENCB); SW de San Juan de los Lagos, 12 agosto 1992; *A. Le Duc et al.* 256 (MEXU); 4 miles east of Tapalpa, 3 noviembre 1960, *R. McVaugh* 20711 (MICH); sin localidad, agosto 1886. *E. Palmer s/n* (GH). MICHOACÁN: Mpio. Charo: Cañon de la caída del Salto, 20 km E of Morelia, 25 julio 1966, *F. Barkley & D. J. Carr* 36116 (GH). Mpio. Ciudad Hidalgo (Hidalgo): hwy. 15, 7 km W of Ciudad Hidalgo, 29 junio 1964, *G. Mick & K. Roe* 167 (ENCB); carretera Ciudad Hidalgo - Morelia, Puerto los Tepetates, 23 agosto 1997, *E. Solano & C. Correa* 1133 (FEZA, MEXU); 2 km adelante del Puerto los Tepetates, sobre la carretera Ciudad Hidalgo - Morelia, 23 agosto 1997, *E. Solano & C. Correa* 1134 (FEZA). Mpio. Coeneo: 3 km al sur de Constitución, 2 agosto 1988, *P. Ramos* 163. (IEB, MEXU, XAL); Coeneo, sin localidad, 26 julio 1991, *J. M. Escobedo* 1987 (IEB, MEXU). Mpio. Erongarícuaro: 3 km antes de llegar a Zinciro, 17 julio 1995, *E. Solano et al.* 798 (FEZA). Mpio. Lagunillas: La Caja, 4 julio 1986, *J. M. Escobedo* 975 (CHAP, IEB, XAL); 9 km sobre la desviación a Lagunillas en el camino Morelia - Quiroga, 9 agosto 1991, *M. Flores et al.* 574 (UAMIZ). Mpio. Maravatío: 0.5 km antes de la desviación a Santiaguito, 2 km antes de Santa Mónica, rumbo a Maravatío, 10 agosto 1991, *A. Espejo et al.* 4571 (IEB); carretera 126, libre a Morelia, a la altura del km 95, aproximadamente 30 m al E de la carretera, SE de Santa Mónica, 8 septiembre 1994, *E. Solano et al.* 766 (FEZA); a la altura del km 95, sobre la carretera libre de Maravatío a Morelia, antes de llegar a Santa Mónica, 16 julio 1995, *E. Solano et al.* 796 A (FEZA). Mpio. Morelia: cerro Azul, 11 septiembre 1909, *G. Arsène* (GH, US); sin localidad, 4 julio 1909, *G. Arsène* 1910 (MEXU); Cerro Azul, vicinity of

Morelia, 1910, *G. Arsène* 6762 (US); vicinity of Morelia, monte San Miguel, agosto 1911, *G. Arsène* (US); camino a Cerro del Águila, 11 agosto 1991, *E. García & M. Sánchez* 3769 (IEB, MEXU); in pascuis Morelia, 1840, *L. Hartweg* 405 (NY); cerca de San Miguel del Monte al S de Morelia, 18 agosto 1938, *L. A. Knoyer* 4524 (MICH); Agua Zarca, SO de San Miguel del Monte, 27 agosto 1989, *C. Medina* 889 (IEB); 4 km al S de Jesús del Monte, 20 julio 1986, *J. Rzedowski* 39338 (ENCB, IEB); cerca del puerto de los Copales, 8 km al E de Morelia, sobre la carretera a Mil Cumbres, 17 julio 1986, *J. Rzedowski* 39866 (IEB, ENCB); vertiente norte del Pico Azul, cerca de San José de las Torres, 7 diciembre 1986, *J. Rzedowski* 41265 (IEB); camino del rancho Río Bello al Cerro Pico Azul, 15 septiembre 1987, *J. S. Martínez* 2209 (IEB). Mpio. Paracho: 300 m al N de Aranza, salida a Cheranastico, 28 julio 1987, *M. Pérez* 114 (ENCB, IEB, MEXU, XAL); 500 m al SW de Aranza, sobre el camino de terracería que va a Cheranastico, 10 septiembre 1994, *E. Solano & C. Correa* 775 (FEZA). Mpio. Puruándiro: 9 km al SE de Puruándiro, sobre la carretera a Cuitzeo, 22 junio 1985, *H. Díaz* 1119 (IEB). Mpio. Queréndaro: casi 2 km después del río Parras, sobre la terracería Queréndaro - Real de Otzumatlán, 23 julio 1998, *A. R. López et al.* (UAMIZ). Mpio. Tizapotla (?): camino del Zapote a Cerro Frío, 2 noviembre 1989, *E. Espejo et al.* 3861. (UAMIZ). Mpio. Villa Jiménez: Hoyaila en la Alberca, 28 julio 1983, *J. N. Labat* 313 (IEB, MEXU); Cerro el Brinco, 16 agosto 1990, *E. Pérez & E. García* 1538 (IEB). Mpio. Villa Morelos (Morelos): más o menos 3 km al WNW de Villa Morelos, 21 julio 1998, *E. Carranza* 5555 (MEXU). Mpio. Zacapu: carretera 15 Zacapu - Zamora a la altura del km 102, *E. Solano et al.* 801 (FEZA, MEXU), Malpaís Negro, más o menos 7 km al SW de los Espinos, 26 julio 1988, *S. Zamudio & A. Grimaldo* 6668 (IEB, MEXU). Mpio. Zamora: aproximadamente 3 km después del entronque Zacapu - Zamora, yendo hacia Zacapu, sobre la carretera 15, 9 agosto 1996, *E. Solano & C. Correa* 864 (FEZA). Mpio. Zinapécuaro: La Lagunita, 2.5 km al S de Cruz de Caminos, 4 agosto 1989, *M. J. Jasso* 1335 (IEB, MEXU); El Zapote, sobre la carretera 51, a la altura del km 24 viniendo de Ciudad Hidalgo, 1 km al E del Zapote, 8 septiembre 1994, *E. Solano et al.* 773 (FEZA, MEXU); carretera 161, casi 10 km de la desviación a Ucareo, yendo hacia Morelia, 16 julio 1995, *E. Solano et al.* 797 (FEZA, MEXU). Sin municipio especificado: sin localidad, 4 julio 1909, *G. Arsène* 2184 (MEXU); road 15 between km 235 and 236 nearly 24 km W of Ciudad Hidalgo, 6 julio 1968, *R. W. Cruden* 1340 (INIF); casi 15 km de Morelia, 9 julio 1959, *The College of Idaho Field Biology Expedition s/n* (MEXU); km 9-17 road to Pátzcuaro, from highway 15, 22 julio 1971, *A. C. Gibson & L. C. Gibson* 2314 (ENCB, RSA); colonia Lázaro Cárdenas, cerca de Tzintzuntzan, 6 agosto 1985, *J. Rzedowski* 38897 (IEB); Cerro de

Guadalupe, al E de Acuitzio del Canje, 24 julio 1986, *H. Díaz* 2475A (ENCB, IEB, MEXU). **MORELOS:** Mpio. Puente de Ixtla: después de la Tigra rumbo a el Zapote, *A. Espejo et al.* 5679 (UAMIZ); camino del Zapote a Cerro Frío, 2 noviembre 1989, *A. Espejo et al.* 3861 (UAMIZ). **NAYARIT:** Sin municipio especificado: about 10 mi SE of Ahuacatlán along road to Barranca del Oro, 26 agosto 1971, *W. D. Stevens* 1459 (ENCB, MICH). **QUERÉTARO:** Mpio. Amealco de Bonfil: 18.5 km después de San Juan del Río rumbo a Amealco, 22 julio 1998, *J. Ceja* 661 (UAMIZ). Sin municipio especificado: camino entre carretera a México y Amealco, más o menos a la mitad, 9 agosto 1976, *E. Argüelles* 480 (ENCB, MEXU). **TLAXCALA:** Mpio. Españita: el Potrero, 10 km al SE de Españita, 15 agosto 1993, *R. I. Ramírez et al.* 502 (FEZA); carretera Calpulalpan - Españita, 1.2 km antes de la desviación a Españita, 100 m al E de la carretera, 4 septiembre 1994, *E. Solano et al.* 764 (FEZA, MEXU); carretera Calpulalpan - Tlaxcala, 3 km al E de Españita, 200 m al E de la carretera, 4 septiembre 1994, *E. Solano et al.* 765 (FEZA, MEXU); 500 m antes de llegar al entronque a Españita, sobre la carretera Calpulalpan - Veracruz, 11 julio 1996, *E. Solano et al.* 844 (FEZA, MEXU); carretera desviación a Apizaco, casi 500 m al S del Potrero Grande, 11 julio 1996, *E. Solano et al.* 846 (FEZA, MEXU). Mpio. Nanacamilpa: 5 km antes de la desviación a Españita, siguiendo la carretera Texcoco - Tlaxcala, 8 julio 1995, *E. Solano et al.* 790 (FEZA). Sin municipio especificado: sin localidad, únicamente México, 4 agosto 1904, *C. G. Pringle* 13221 (US); sin localidad, únicamente México, 11 agosto 1885, *W. Schumann* 1475 (US).

Polianthes geminiflora (Lex.) Rose var. *pueblensis* E. Solano & García-Mend., *Acta Bot. Mex.* 78: 111-123. 2007. TIPO: MÉXICO: Puebla, 4 km al norte de la presa Manuel Ávila Camacho (Valsequillo), 12 julio 1996, *E. Solano et al.* 849 (holotipo: MEXU!; isotipos: CHAPA!, ENCB!, FEZA!, HUAP!, HUMO!, IEB!, US!).

Hierbas perennes. Hojas 3-6 por roseta, 14-17 cm de largo, 1-2 mm de ancho, lineares, ápice agudo, margen regularmente denticulado. Inflorescencia racemosa, 35-65 cm de largo; primera bráctea estéril, 11.7-15 cm de largo, 1-2 mm de ancho, lineares a lanceoladas, ápice agudo o acuminado, denticulado. Flores con el tubo periantal 15-21 mm de largo, 1.5-3.0 mm de ancho por debajo de los lóbulos, lóbulos 2.0-2.5 mm de largo, 1-2 mm de ancho; estambres con los filamentos de 1.0-1.7 cm de largo, insertados 3-5 mm por arriba del ápice del ovario; anteras 5-6 mm de largo. Fruto 1.2-1.5(-1.7) cm de largo, 0.9-1.1 cm de ancho.

Fenología. Florece de julio a agosto y fructifica de septiembre a noviembre.

Hábitat y distribución. Se encuentra en áreas abiertas de bosque de encino, bosque de *Juniperus*, matorral xerófilo, pastizal y campos de cultivo de maíz. En suelos calcáreos, de color gris o negro; con textura arenosa, arcillosa o migajón arcillosa; en poblaciones muy localizadas con pocos individuos. En altitudes de 2160 a 2220 m.

Nombre común. Arete, aretito, coral.

Ejemplares examinados: **PUEBLA:** Mpio. Amozoc: Chachapa al cerro de la derecha, 10 agosto 1986, *M. Rodríguez* 342 (HUAP). Mpio. Cuauhtinchán: Cerro Xonaca al norte de Cuauhtinchán, s/f de recolecta, *Olivas-Lazcano* 895 (HUAP); carretera 528, 3 km antes de llegar a Cuauhtinchán, ejido San Pedro Alpatlahua, 25 julio 1996, *E. Solano & Ma. del C. López* 853 (FEZA, MEXU). Mpio. Chila: 1 km al sur de Yucunduchi, por la carretera a Huajuapán, 10 julio 2001, *A. García M. et al.* 7113 (MEXU). Mpio. Puebla: Africam Safari en el valle de Valsequillo, 1 agosto 1994, *M. Rodríguez* 895 (HUAP); sobre la carretera a Africam Safari, enfrente del Zoológico, 9 agosto 1995, *E. Solano et al.* 794 (FEZA, MEXU); alrededores de la colonia Patria Nueva, 12 julio 1996, *E. Solano & C. Correa* 847 (FEZA, MEXU); 2 km del entronque a Africam Safari, 12 julio 1996, *E. Solano & C. Correa* 848 (FEZA, MEXU); carretera Puebla - Azomiatla aproximadamente 2 km viniendo de Azomiatla, 13 julio 1996, *E. Solano & C. Correa* 852 (FEZA, MEXU). Mpio. San Baltazar Tetela (Tetela de Ocampo): 5 km al oriente de San Baltazar Tetela, 13 julio 1996, *E. Solano et al.* 850 (FEZA, MEXU); entre la Libertad y la Paz Tlaxcolpa, carretera a Azomiatla, 13 julio 1996, *E. Solano & C. Correa* 851 (FEZA, MEXU). Mpio. Tepenene: 4 km al NE de la Presa Miguel Ávila Camacho, 12 julio 1996. *E. Solano & C. Correa* 849. (FEZA, MEXU). Mpio. Valsequillo: Africam Safari, *M. Rodríguez* 895 (HUAP). Sin localidad exacta ni fecha de recolecta, *C. Ehrenberg* 259 (MEXU).

AGRADECIMIENTOS

A Carlos Correa D., por su compañía durante las recolectas en el área de distribución del género. Raquel Galván, Sergio Zamudio y dos revisores anónimos hicieron importantes observaciones que mejoraron el escrito final. Magdalena Ayala H. Preparó el mapa de distribución geográfica y Jesús Salgado V. Realizó la ilustración y tomó la fotografía que se incluye en el trabajo.

LITERATURA CITADA

- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari y M. Flores-Cruz. 1993. Neotipificación de *Pitcairnia vallisletana* Lex. (Bromeliaceae). *Acta Bot. Mex.* 23: 53-58.
- García-Mendoza, A. y E. Solano. 2007. *Polianthes oaxacana* y *P. geminiflora* var. *pueblensis* (Agavaceae), taxa nuevos de México. *Acta Bot. Mex.* 78: 111-123.
- González, B. A. 1998. Descripción morfológica y anatómica del tallo de *Polianthes* L. (Agavaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 37 pp.
- Linneaus, C. 1738. *Hortus Cliffortianus*. Amsterdam. p. 126.
- Llave, P. de la e I. Lexarza. 1824. *Novorum vegetabilium descriptiones*. Fasciculus 1. Apud Martinum Riveram. Mexici. p. 6.
- McVaugh, R. 1989. *Polianthes* L. In: Anderson, W. R. (ed.). *Flora Novo-Galiciana* 15: 247-260.
- Rose, J. N. 1903. *Studies of Mexican and Central American plants*. Contr. U. S. Natl. Herb. 8: 1-55.
- Solano, C. E. 2000. Sistemática del género *Polianthes* L. Agavaceae. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 291 pp.
- Stafleu, F. A. y R. S. Cowan. 1979. *Taxonomic literature. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*. 2a. ed. Vol. 2. Bohn, Scheltema & Holkema. Utrecht, The Netherlands. 991 pp.

Recibido en septiembre de 2011.

Aceptado en febrero de 2013.

NUEVA COMBINACIÓN PARA UNA ESPECIE DEL GÉNERO *SERJANIA* (SAPINDACEAE-PAULLINIEAE) ENDÉMICA EN MÉXICO

MARÍA S. FERRUCCI^{1,3} Y ROSALINDA MEDINA-LEMONS²

¹Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas-Universidad Nacional del Nordeste, Instituto de Botánica del Nordeste, C.C. 209, 3400 Corrientes, Argentina.

²Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, 04510 México, Distrito Federal, México.

³Autor para la correspondencia: msferrucci@yahoo.com.ar

RESUMEN

Se documenta la nueva combinación *Serjania pygmaea* (Radlk.) Ferrucci & Medina (Sapindaceae-Paullinieae), basada en *Cardiospermum pygmaeum* Radlk., taxon descrito con base en un ejemplar florífero procedente de Puebla, México. Se presenta una descripción completa y una ilustración de la especie. Finalmente, *Serjania pygmaea* es comparada con las especies mexicanas de *Serjania* más similares.

Palabras clave: México, nueva combinación, Sapindaceae, *Serjania*.

ABSTRACT

The new combination *Serjania pygmaea* (Radlk.) Ferrucci & Medina (Sapindaceae-Paullinieae), based on *Cardiospermum pygmaeum* Radlk., is here provided. *Cardiospermum pygmaeum* was known only from the type, a flowering collection from Puebla, Mexico. We present a full description and an illustration of the species. Finally, *Serjania pygmaea* is compared to the morphologically similar Mexican species of *Serjania*.

Key words: Mexico, new combination, Sapindaceae, *Serjania*.

La posibilidad de estudiar las colecciones de Sapindaceae, depositadas en los herbarios mexicanos MEXU y ENCB, permitió analizar material con frutos casi

maduros de *Cardiospermum pygmaeum* Radlk., descrita en 1921 con base en un ejemplar que solamente presenta flores, recolectado por C. A. Purpus en el estado de Puebla, hace más de cien años. Durante la revisión del género, Ferrucci (2000) sólo tuvo acceso al estudio de tres ejemplares de esta planta, todos ellos con flores, pero carentes de frutos. Si bien el material correspondía a la tribu *Paullinieae*, subtribu *Paulliniinae* (Radlkofer, 1931-1932), la asignación de género no era confiable, ya que para ello se requiere conocer el tipo de fruto. En el 2011 se realizaron varias exploraciones para obtener colecciones fértiles de esta especie, especialmente con fruto maduro para poder completar su descripción y designación genérica. En el 2012 fue posible recolectar varios ejemplares con frutos, permitiendo observar que en la madurez éstos se separan en 3 mericarpos, con la porción seminífera en el ápice y el ala basal. Esta observación nos lleva a proponer la nueva combinación *Serjania pygmaea*, registrando hasta el momento 51 especies para el género en México.

Serjania Mill. es uno de los géneros americanos más numerosos de la familia, con ca. 230 especies. El principal centro de diversidad se encuentra en Brasil (Ferrucci y Acevedo-Rodríguez, 2005; Ferrucci, 2008; Somner et al., 2010), siguiéndole en orden de importancia Bolivia con ca. 58 especies y México.

Serjania comparte la subtribu *Paulliniinae* con *Balsas* J. Jiménez Ram. & K. Vega, *Cardiospermum* L., *Houssayanthus* Hunz., *Lophostigma* Radlk., *Paullinia* L. y *Urvillea* Kunth (Radlkofer, 1931-1932). Se distingue de los géneros relacionados por los frutos esquizocárpicos con mericarpos con la porción seminífera en la porción distal y el ala proximal, a excepción de *Lophostigma* con quien comparte los caracteres del fruto, pero se diferencia por la morfología polínica y el número cromosómico. En *Paullinieae* se reconocen cuatro tipos de polen (Ferrucci & Anzotegui, 1993). *Serjania* comparte el polen heteropolar, hemitrisincolporado, peroblado u oblado con *Balsas*, *Cardiospermum*, *Houssayanthus* y *Urvillea*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio está basado en la literatura publicada, en el análisis de ejemplares de herbario y en la recolección de material botánico por los autores durante el trabajo de campo realizado en 2011 y 2012. Se consultaron también especímenes depositados en los herbarios ENCB, F, GH, L, MEXU, NY y US.

Para la obtención de las muestras foliares se trabajó con material conservado en FAA (formol - alcohol 70° - ácido acético), el cual previo a la metalización fue sometido a una serie creciente de acetona y secado en punto crítico con CO₂.

Los granos de polen fueron obtenidos de anteras de especímenes de herbario. Las muestras para microscopio óptico fueron acetolizadas de acuerdo con la técnica de Erdtman (1966) y montadas en gelatina glicerinada. Los preparados permanentes se encuentran depositados en la palinoteca del Instituto de Botánica del Nordeste, Universidad Nacional del Nordeste (PAL-CTES). Las medidas del eje polar y del diámetro ecuatorial fueron obtenidas a partir de 20 mediciones usando un microscopio Leica DM LB2. La terminología usada para describir los granos de polen es la propuesta por Erdtman (1966) y por Punt et al. (2007).

Las fotomicrografías, de caras adaxial y abaxial de hoja, y de granos de polen acetolizados, se obtuvieron con un microscopio electrónico de barrido Jeol 5800 LV a 10 kV. La metalización se llevó a cabo con un baño de oro-paladio.

RESULTADOS

***Serjania pygmaea* (Radlk.) Ferrucci & Medina, comb. nov. (Figs. 1-3).**

= *Cardiospermum pygmaeum* Radlk., Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 17: 361. 1921. "In Mexico: C. A. Purpus, no. 2616! (Puebla, Cerro de Santa Lucia, rocky soil, alt. 8-9000 ped., m. Jul. 1907, fl.; Hb. Ber.)". TIPO: MÉXICO. Puebla: cerro de Santa Lucía, Jul 1907, *C. A. Purpus 2616* (holotipo: B, destruido; isotipo: L!).

Sufrútice trepador de poco más de 1 m de alto o a veces erecto de ca. 30 cm; monoico con flores estaminadas y hermafroditas funcionalmente pistiladas. Indumento de pelos simples, curvos o crespos y pelos glandulares curvos dispersos en tallos, pecíolo y ejes de la inflorescencia. Tallos castaño-rojizos, 6-costados, luego subteretes, pubescentes, 1 a 1.6 mm de diámetro, en la base leñosos, teretes, 2 a 2.5 mm de diámetro; cámbium único. Hojas 3-folioladas; estípulas subuladas, caducas, 1.5 a 2.5 mm de largo, 0.5 a 0.7 mm de ancho, pilosas; pecíolo canaliculado o bi-canaliculado, 1.8 a 5.2 cm de largo; peciólulo angostamente alado en el folíolo terminal, 4.5 a 21 mm de largo, folíolos laterales subsésiles o con peciólulo ca. 4 mm de largo; folíolos cartáceos, discoloros, hipostomáticos, el folíolo terminal ovado, ovado-romboidal u obovado-romboidal, los laterales ovados u ovado-anchos, 1.9 a 7 cm largo, 1.1 a 4.4 cm ancho, asimétricos con la semilámina externa más ancha; base decurrente en el folíolo terminal, redondeado-decurrente, obtuso-decurrente o truncada en los laterales; ápice obtuso o agudo, mucronado; margen inciso-den-

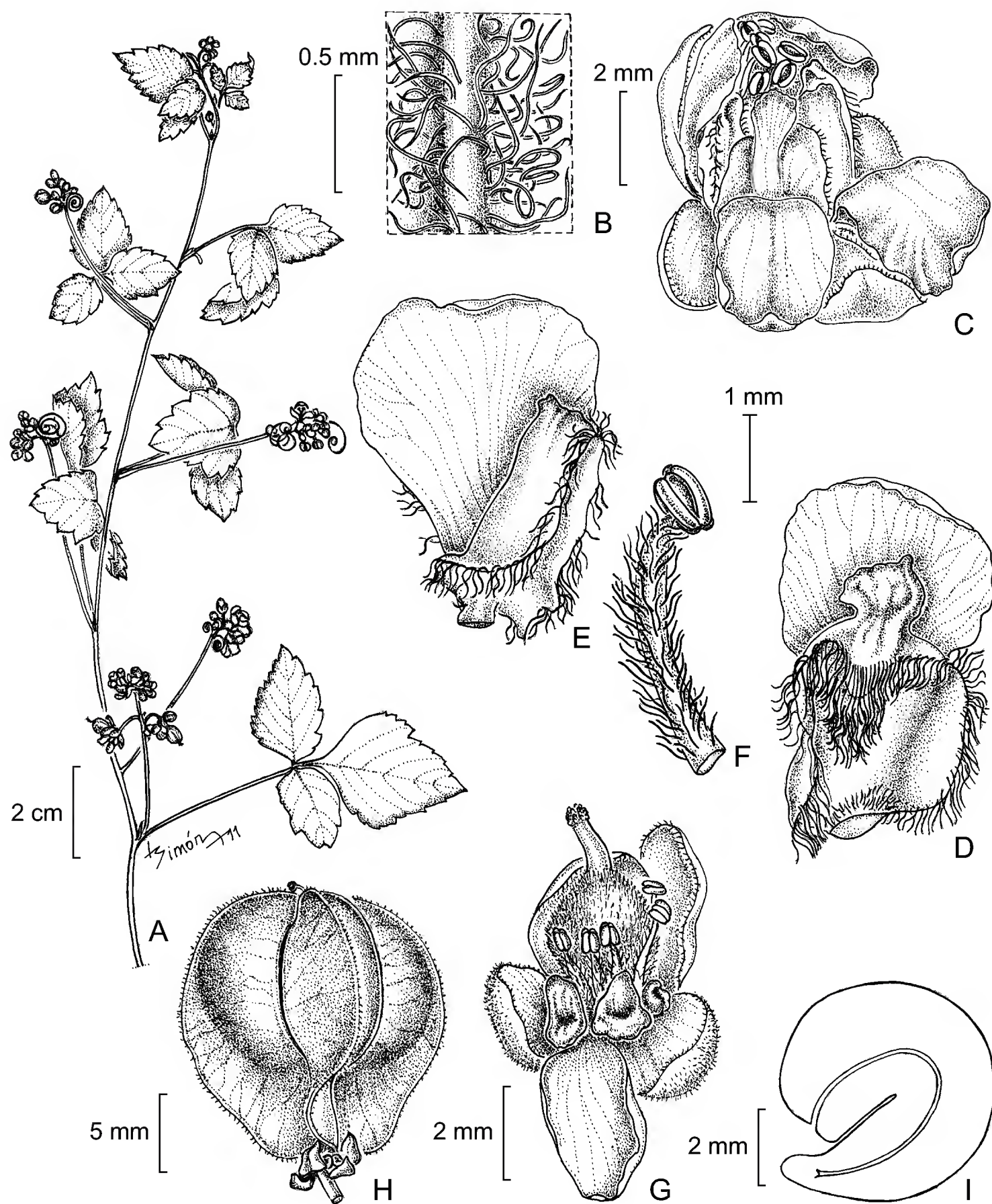


Fig. 1. *Serjania pygmaea*. A. rama; B. detalle de cara abaxial de hoja; C. flor estaminada; D. pétalo posterior, cara interna; E. pétalo anterior, cara interna; F. estambre de flor estaminada; G. flor pistilada desprovista de pétalos, mostrando los lobos nectaríferos posteriores y uno de los anteriores; H. fruto; I. embrión (A-B: *Purpus* 2616a F; C-G: *Purpus* 2616a GH; H-I: *A. Salinas* & *E. Martínez-Correa* 7893 MEXU).

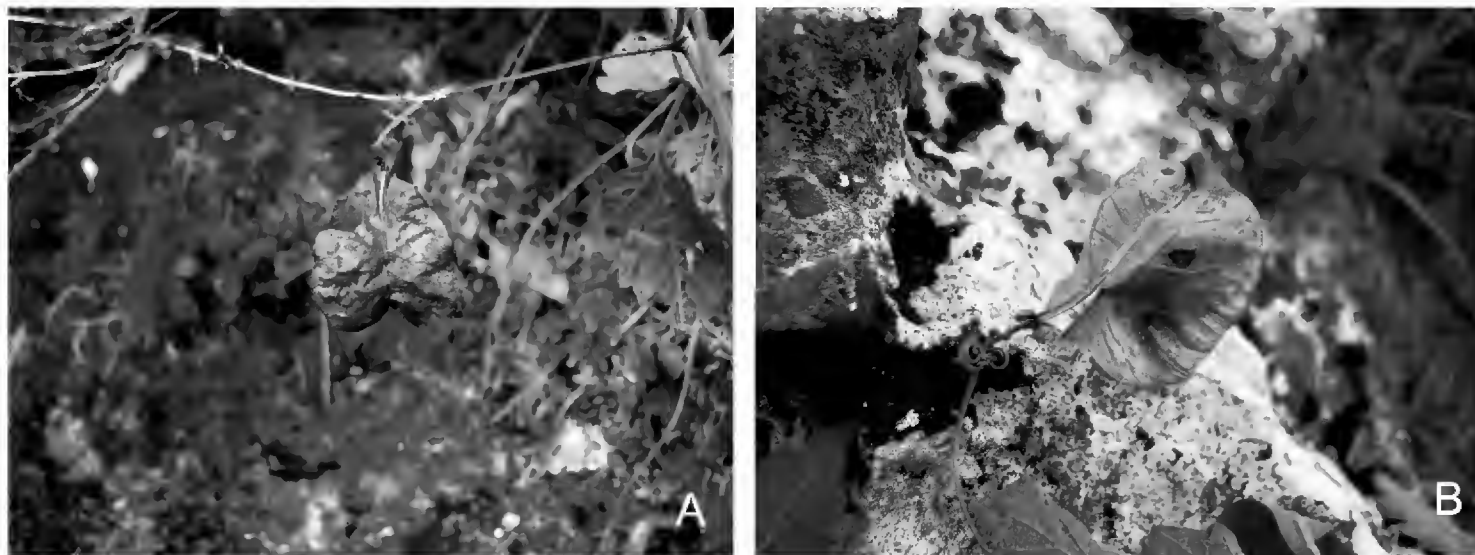


Fig. 2. *Serjania pygmaea*. A. fruto maduro con sus tres mericarpos; B, fruto del cual se ha desprendido un mericarpo, se aprecian las paredes septales (Ferrucci et al. 3109 CTES, MEXU)

tado, 2-4-incisiones, 6-16 dientes obtusos, por lo común glandulares; cara adaxial pilosa con pelos rectos y subadpresos, cara abaxial pubescente, pelos blanquecinos sedosos, subadpresos y curvos, venación craspedódroma, venas notables en el envés. Inflorescencia con ejes castaño-rojizos, pubescentes, pedúnculo cuadrangular, de 2.4 a 7 cm de largo, con 2 zarcillos gráciles en la base del raquis, éste ca. 1 cm de largo, 1 a 9 cincinos en verticilos o alternos, cincinos con 3 o 4 flores, con pedúnculo (0.5)1.5 a 5.5 mm largo, pedicelo 3 a 4 mm de largo, articulado en la base o hasta 1/2 basal; brácteas triangular-subuladas, pubescentes, 0.7 a 2 mm de largo, bractéolas más pequeñas. Sépalos 5, libres, 2 externos ovado-suborbiculares, cuculados, 2.5 a 3 mm de largo, 2.5 a 3 mm de ancho, pubescentes, 3 internos obovados, 3 a 4 mm de largo, 1.7 a 3 mm de ancho, tomentosos, pelos diminutos crespos; pétalos obovados, unguiculados, ca. 4.3 mm de largo, 2.5 a 3 mm de ancho, densamente glandulosos en la cara interna, escama de los pétalos posteriores de 3 a 3.5 mm de largo, con la cresta erosa, apéndice deflexo breve, con mechón de pelos; lobos nectaríferos 4, los 2 posteriores ovoide-obtusos, 1.5 a 1.7 mm de alto, los anteriores más pequeños, de contorno suborbicular; glabros; androginóforo o andróforo glabros; flores estaminadas con estambres 3.3 a 3.7 mm de largo, filamentos acintados, pubescentes, anteras subglabras, pistilodio pubérulo; flores pistiladas con estambres 1.6 a 2 mm de largo, gineceo de ca. 4.4 mm de largo, ovario obovoide, veloso, estilo 0.4 a 0.7 mm de largo, ramas del estigma de igual longitud. Frutos de contorno obovado, cartáceos, el ápice emarginado, 22 a 25 mm de largo, a la altura de la porción seminífera 18 a 24 mm de ancho, lóculos hinchados con venación inconspicua, castaño-amarillentos, con cresta dorsal, 3 a 5 mm de ancho,

alas ca. 9 mm de largo, poco más claras que la porción seminífera, sin constricción debajo del lóculo; pared septal subcartácea ca. 10 mm de ancho; epicarpo piloso, pelos breves y curvos, endocarpo glabro. Semillas subesféricas, 6.2 a 7.5 mm de largo, 6.5 a 7 mm de ancho, insertas poco por arriba de la base de lóculo; embrión con el cotiledón externo curvo y el interno buplicado.

Granos de polen (Fig. 3 D-F) heteropolares, hemitrisincolporados, oblados o peroblados; media de eje polar 19.6, rango (16.4-24.9) μm ; media de diámetro ecuatorial 40.9, rango (33.4-48.5) μm ; exina tectada, cara proximal perforado-rugulada y cara distal perforado-psilada, colpos lineares.

Distribución, ecología y fenología. Planta endémica de los estados de Guerrero, Puebla y Oaxaca, México (Fig. 4); habita en matorrales xerófilos, bosques tropicales caducifolios y bosques de encino, entre los 1450-2150 m s.n.m.; florece de julio a septiembre, con frutos maduros en septiembre-octubre.

Material examinado: **México. Guerrero:** municipio Iguala de la Independencia, Limestone hill ca. 9 miles north of Iguala, elev. 1450-1700 m, access road to antenna, road leaving Mex. Hwy 95 D near km 155, 26.VII.1968 (fl), *W. R. Anderson & C. Anderson* 4897 (ENCB); municipio Iguala de la Independencia, 3.5 km de la entrada a la torre microondas Tuxpan, 18°23'37,1" N, 99°28'44,2" W, 6.X.2012 (fr), *M. S. Ferrucci, R. Medina-Lemos, E. Martínez-Salas y R. Redonda-Martínez* 3109 (CTES, MEXU). **Oaxaca:** distrito Nochixtlán, El Parián, 28.VII.1907 (fl), *C. Conzatti* 1923 (F) pro parte; distrito Centro, Monte Albán, 14.X.1932 (fl), *C. Conzatti* 4793 (MEXU); Valley of Oaxaca, 8.09.1894 (fl), *E. W. Nelson* 1237 (GH); distrito Teotitlán, 5 km al S de Tecomavaca y 23 km al W, rumbo a Santa María Ixcatlán, 17°50' N, 97°07' W, 16.IX.1991 (fl), *A. Salinas & E. Martínez-Correa* 6146 (MEXU); municipio Villa Tepelmeme de Morelos, distrito Coixtlahuaca, cerro Paraje Ladrón, 17.IX.1994 (fr), 18°07' N, 97°19' W, *A. Salinas & E. Martínez-Correa* 7893 (MEXU); Arroyo below Cueva Blanca, 22.VII. 1966 (fl), *J. Schoenwetter* JSOX-67 (US). **Puebla:** municipio de Zapotitlán, 4.5 km al W de San Antonio Texcala, camino a El Encinal, 18°24'0.7" N, 97° 28'25.5" W, 4.VII.2011 (fl, fr inmaduro), *R. Redonda-Martínez, R. Medina-Lemos, M. S. Ferrucci & M. A. Mora-Jarvio* 569 (CTES, MEXU); municipio de Zapotitlán, 10.1 km camino a El Encinal, 18°25'49.8" N, 97°29'28.2" W, 26.X.2005 (fr), *R. Rosas, O. Téllez & M. Ayala R.* 176 (MEXU); municipio de Caltepec, in the vicinity of San Luis Tultitlanapa, near Oaxaca, barranca de Tlacuilosto, VII.1907 (fl), *C. A. Purpus* 2616a (F, GH, NY).

Serjania pygmaea se reconoce fácilmente por la combinación de los siguientes caracteres: hojas 3-folioladas con la cara abaxial pubescente, pelos blan-

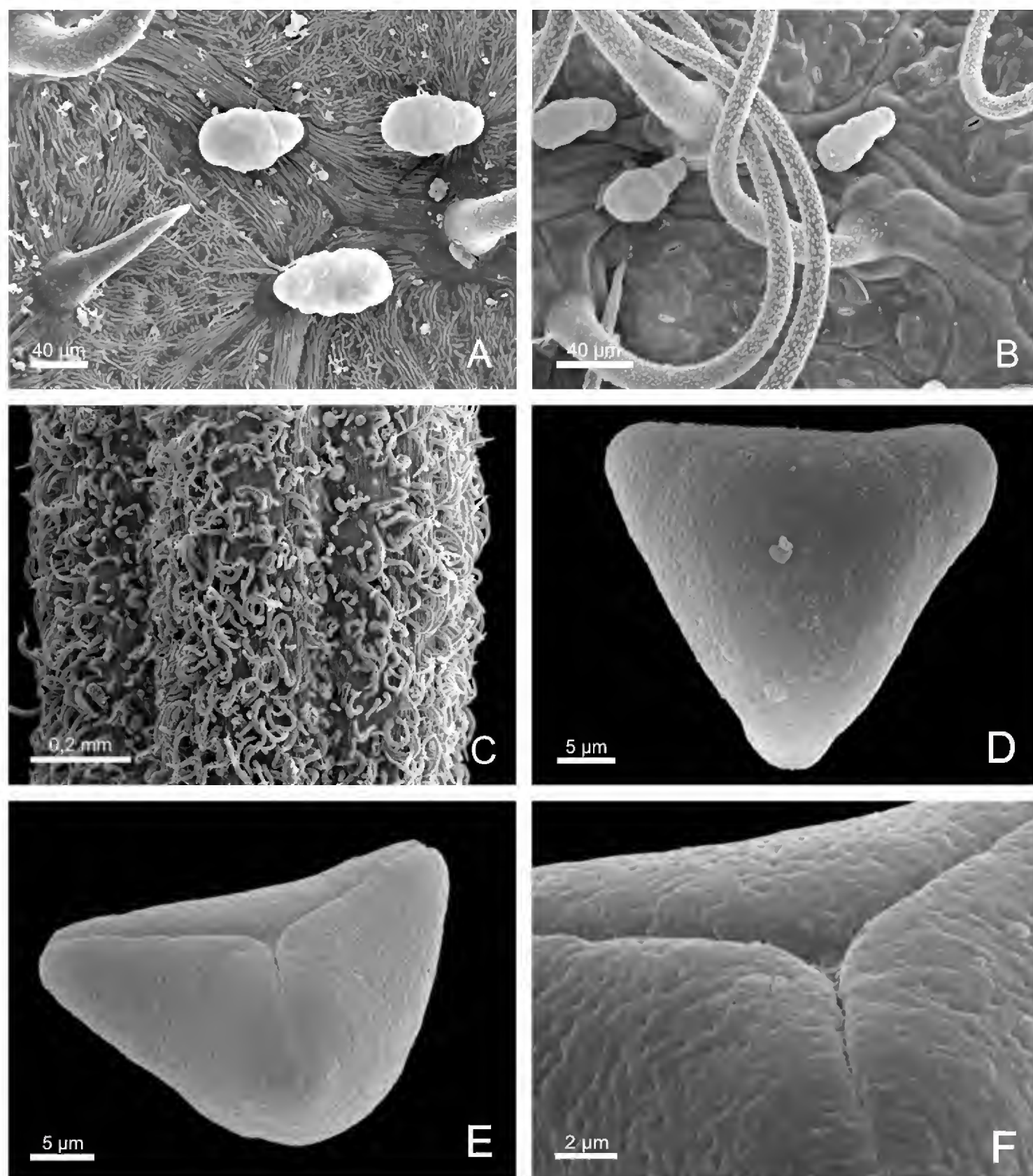


Fig. 3. *Serjania pygmaea*. Fotomicrografías obtenidas con microscopio electrónico de barrido. HOJA: A. detalle de la cara adaxial de la hoja mostrando la cutícula fuertemente estriada, tricomas simples y glandulares curvos; B. detalle de la cara abaxial de la hoja, se observan la cutícula lisa, estomas, tricomas simples curvos y glandulares curvos; C. detalle del tallo, se aprecian tricomas simples, crespos y glandulares curvos; POLEN: D. vista polar distal del polen; E. vista subsolar del polen; F. detalle de la apertura sincolpada del polen (A-C: Redonda-Martínez et al. 569, CTES; A. Salinas & E. Martínez-Correa 7893, MEXU).

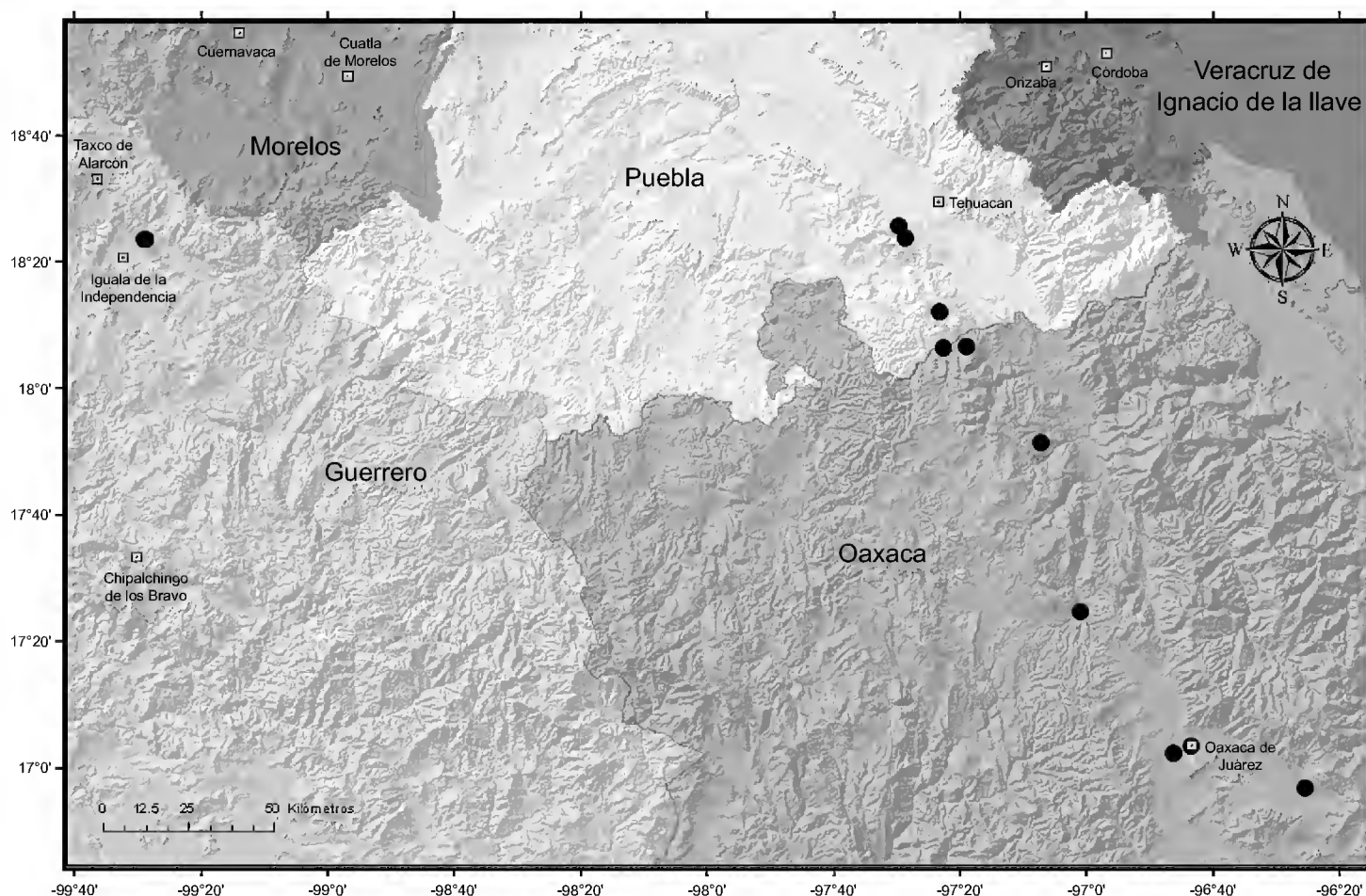


Fig. 4. Distribución geográfica de *Serjania pygmaea*.

quecinos curvos, subadpresos y por sus flores con 2 lobos nectaríferos posteriores ovoide-obtusos, conspicuos. *Serjania pygmaea* comparte los caracteres hojas 3-folioladas y tallo con cámbium único solo con tres de las especies registradas para México: *S. grosii* Schltdl., *S. emarginata* Kunth y *S. trifoliolata* Radlk. En el Cuadro 1 se presentan los principales caracteres que permiten distinguir estos cuatro taxones; los datos de la distribución geográfica de *S. grosii* fueron tomados de Tropicos (2012), mientras que en los otros casos se obtuvieron de los respectivos protólogos.

De acuerdo con el tratamiento del género realizado por Radlkofer (1931-1932), *Serjania pygmaea* correspondería a la sección *Syncoccus* Radlk., caracterizada por los septos del fruto tan anchos como el lóculo y totalmente fusionados. Dicha sección fue incluida por Acevedo-Rodríguez (1993) en la sección *Serjania*; *S. pygmaea* no podría ubicarse en *Serjania* por el pericarpo membranáceo y no leñoso como en los demás miembros de la misma.

Esta especie se conocía sólo del ejemplar tipo, procedente del cerro de Santa Lucía, Puebla. Con los nuevos registros se amplía su área de distribución conocida

Cuadro 1. Comparación de caracteres morfológicos y de distribución de *Serjania pygmaea*, *S. grosii*, *S. emarginata* y *S. trifoliolata*

Carácter	<i>S. pygmaea</i>	<i>S. grosii</i>	<i>S. emarginata</i>	<i>S. trifoliolata</i>
Indumento	presente, pubescente, pelos simples y pelos glandulares curvos dispersos en tallos, pecíolo y ejes de la inflorescencia	ausente	ausente, a excepción del tirso y pecíolo	ausente
Forma del folíolo terminal	ovado, ovado-romboidal u obovado-romboidal	ovado	ovado	suborbicular
Pétalos:				
Longitud	4-4.3 mm	ca. 1.5 mm	ca. 1.8 mm	ca. 2.5 mm
Cara adaxial	densamente glandulosa	eglandulosa	densamente glandulosa	escasos pelos glandulares
Lobos nectaríferos	2 posteriores ovoide-obtusos, 2 anteriores menores, de contorno suborbicular	2 posteriores ovoide-oblongos, obtuso o agudos, 2 anteriores menores, de contorno elíptico-anular	2 posteriores de contorno redondeado, 2 anteriores menores, de contorno elíptico-anular	2 posteriores de contorno elíptico, 2 anteriores reducidos
Epicarpo	piloso, pelos cortos y curvos	glabro	glabro	glabro
Semilla:				
Inserción en el lóculo	ligeramente arriba de la base	debajo de la mitad	en la mitad	en la base
Distribución	México (Puebla, Oaxaca y Guerrero)	México (Campeche, Chiapas y Tabasco); Belice, Nicaragua, Honduras y Guatemala	México (Guerrero)	México (Colima)

a los estados de Oaxaca y Guerrero. Del material aquí citado, sólo el ejemplar *A. Salinas & E. Martínez-Correa 6146* (MEXU), recolectado en Oaxaca, está citado en la Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, bajo *Urvillea ulmacea* Kunth (Calónico-Soto, 2011).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a L. Simón por preparar la excelente ilustración y a W. Medina y G. Pieszko por la digitalización de las imágenes. La primera autora agradece a su amiga y colega Rosario Redonda-Martínez y al eximio recolector Esteban Martínez-Salas por su invaluable ayuda en la recolección del material. Este trabajo fue financiado con fondos aportados por una beca de la Myndel Botanica Foundation 2011, por la Agencia Nacional de Promoción Científica, Tecnológica y de Innovación (ANPCyT-UNNE, PICTO 2011-0202) y por la Universidad Nacional del Nordeste (PI A005—2009).

LITERATURA CITADA

- Acevedo-Rodríguez, P. 1993. Systematics of *Serjania* (Sapindaceae) part. 1: a revision of *Serjania* sect. *Platycoccus*. Mem. New York Bot. Gard. 67: 1-93.
- Calónico-Soto, J. 2011. Sapindaceae. In: Medina-Lemos, R. (ed.). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán 86. Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, México, D.F., México. pp. 1-40.
- Erdtman, G. 1966. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Hafner Publishing Company. New York, USA. pp. 1-553.
- Ferrucci, M. S. 2000. Revisión de los géneros *Cardiospermum* y *Urvillea* para el Neotrópico (Sapindaceae). PhD Thesis. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. pp. 1-262.
- Ferrucci, M. S. 2008. Sapindaceae. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 107: 2938-2951.
- Ferrucci, M. S. y P. Acevedo-Rodríguez. 2005. Three new species of *Serjania* (Sapindaceae) from South America. Syst. Bot. 30: 153-162.
- Ferrucci, M. S. y L. M. Anzótegui. 1993. El polen de Paullinieae (Sapindaceae). Bonplandia 6: 211-243.
- Punt, W., P. P. Hoen, S. Blackmore, S. Nilsson y A. Le Thomas. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. Rev. Palaeobot. Palynol. 143: 1-81.
- Radlkofer, L. 1931-1932. Sapindaceae. In: Engler, A. (ed.). Das Pflanzenreich IV. 165(Heft 98a). Verlag von H. R. Engelmann (J. Cramer). Weinheim, Alemania. pp. 1-425.

Somner, G. V., M. S. Ferrucci, P. Acevedo-Rodríguez & R. Coelho G. 2010. Sapindaceae.
In: Campostrini Forzza, R. & P. Leitman (coord.). Catálogo de Plantas e Fungos
do Brasil. Vol. 2. Angiospermas. Gráfica Santa Marta. Jardim Botânico do Rio de
Janeiro. Rio de Janeiro, Brasil. pp. 1606-1620.
Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 04 Dic 2012 [http://www.tropicos.org/
Name/28600413](http://www.tropicos.org/Name/28600413)

Recibido en diciembre de 2012.

Aceptado en marzo de 2013.

FOLIAR MICROMORPHOLOGY OF MEXICAN OAKS (*QUERCUS*: FAGACEAE)

CLAUDIA SCARELI-SANTOS¹, MARÍA L. SÁNCHEZ-MONDRAGÓN², ANTONIO GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ¹ AND KEN OYAMA^{1,3,4}

¹Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Antigua Carretera a Pátzcuaro Núm. 8701, Colonia Ex-Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México.

²Instituto Tecnológico de Morelia, Avenida Morelos Norte Núm. 1500, Colonia Santiaguito, 58110 Morelia, Michoacán, México.

³Universidad Nacional Autónoma de México, Escuela Nacional de Estudios Superiores Morelia, Antigua Carretera a Pátzcuaro Núm. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México.

⁴Autor para la correspondencia: akoyama@oikos.unam.mx

ABSTRACT

Mexico is the main center of diversity of the genus *Quercus* in the Western Hemisphere. Despite recent advances in the knowledge of Mexican oaks, a degree of taxonomic confusion still remains, mainly within particular species complexes. In this study, scanning electron microscopy was used to describe micromorphological foliar structures (trichomes, epicuticular waxes and stomata) from the abaxial and adaxial leaf surfaces of Mexican oak species, with the main goal of assessing the taxonomical utility of these characters. In total, 27 species belonging to sections *Quercus* (white oaks) and *Lobatae* (red/black oaks) were examined, particularly focusing on several groups of closely related species with problematic taxonomic delimitation and on species that are known to hybridize. Several trichome types were observed, including both glandular (simple and bulbous) and eglandular (solitary, multiradiate, stellate, fused stellate and fasciculate stipitate). Epicuticular waxes were structured as films, grooved films, crusts, granules, platelets and platelets arranged in rosettes. Stomata were elliptical and raised above or leveled with the foliar surface. Among the three types of structures examined, trichomes appeared to be the most useful for taxonomical purposes, followed by epicuticular waxes. All species had different combinations of character states for these micromorphological structures, which permitted the elaboration of keys to identify species within the problematic groups.

Key words: epicuticular waxes, foliar trichomes, *Quercus*, stomata, taxonomy.

RESUMEN

México es el principal centro de diversidad del género *Quercus* en el Hemisferio Occidental. A pesar de los avances recientes en el conocimiento de los encinos mexicanos, aún existe cierto grado de confusión taxonómica, particularmente dentro de algunos complejos de especies. En este estudio se utilizó microscopía electrónica de barrido para describir las estructuras micromorfológicas foliares (tricomas, ceras epicuticulares y estomas) de ambas superficies foliares (haz y envés) en representantes seleccionados de encinos mexicanos, con el objetivo de evaluar la utilidad taxonómica de estos caracteres. En total se examinaron 27 especies, pertenecientes a las secciones *Quercus* (encinos blancos) y *Lobatae* (encinos rojos y negros), incluyendo varios grupos de plantas cercanamente relacionadas con problemas de delimitación taxonómica, así como especies que presentan hibridación. Se encontraron varios tipos de tricomas, tanto los de tipo glandular (simples y bulbosos) como los no glandulares (solitarios, multirradiados, estrellados, estrellados fusionados y fasciculado estipitados). Las ceras epicuticulares se observaron en forma de capas, capas fisuradas, costras, gránulos, placas y placas en rosetas. Los estomas fueron elípticos y se encontraron elevados con respecto a la superficie foliar o al mismo nivel que ésta. Entre los tres tipos de estructuras examinadas, los tricomas fueron los más útiles para propósitos taxonómicos, seguidos por las ceras epicuticulares. Todas las especies tuvieron diferentes combinaciones de estados de carácter para estas estructuras micromorfológicas, lo que permitió la elaboración de claves para identificar a las especies dentro de los grupos problemáticos.

Palabras clave: ceras epicuticulares, estomas, *Quercus*, taxonomía, tricomas foliares.

INTRODUCTION

Micromorphological structures of plant leaf surfaces, such as trichomes, epicuticular waxes and stomata, can be observed in detail through scanning electron microscopy (SEM), and often provide additional taxonomic information (Eglington and Hamilton, 1967; Engel and Barthlott, 1988; Haron and Moore, 1996; Neinhuis and Barthlott, 1997; Stockey and Frevel, 1997). The genus *Quercus* (the oaks) is characterized by complicated taxonomical patterns (Manos et al., 1999), resulting

from frequent parallel or convergent evolution of vegetative characters, pronounced intraspecific variation, low differentiation among closely related species, and hybridization (Tucker, 1974; Hardin, 1975; Aas, 1993; Kleinschmit et al., 1995; Bruschi et al., 2000; Kremer et al., 2002; Bruschi et al., 2003; González-Rodríguez et al., 2004; Tovar-Sánchez and Oyama, 2004; González-Rodríguez and Oyama, 2005). In this plant group, the characterization of micromorphological structures of the foliar surfaces can significantly contribute to the recognition and correct identification of species and natural hybrids, as has been shown in several studies (Hardin, 1975, 1979a, b; Manos, 1993; Llamas et al., 1995; Bussotti and Grossoni, 1997; Valencia and Delgado, 2003).

In Mexico, the three sections of genus *Quercus* subgenus *Quercus* are well-represented (Nixon, 1993). These sections are *Quercus* (white oaks, with 81 species and 47 endemics), section *Lobatae* (red oaks, with 76 species and 61 endemics), and section *Protobalanus* (intermediate or golden cup oaks, with four species, one endemic) (Valencia, 2004). Most of the species are found in the temperate mountainous regions of the country, forming forests and woodlands often in association with pines, although some oaks are also present in tropical forests and cloud forests, and others in arid areas (Nixon, 1993; Rzedowski, 1994; Valencia, 2004). Despite several recent studies on the taxonomy of Mexican oaks, some of which have included the examination of micromorphological features (Spellenberg, 1992; Nixon, 1993; Spellenberg and Bacon, 1996; Romero et al., 2002; Valencia and Delgado, 2003; Valencia, 2004; Vázquez et al., 2004), a great deal of effort is still necessary to understand relationships among species and groups of species in this geographical area (Nixon, 1993).

The main aim of this work was to contribute a detailed SEM characterization of stomata, epicuticular waxes and trichomes of the adaxial and abaxial foliar surfaces for a sample of Mexican white and red oak species, that may be useful for taxonomic purposes. We also discuss these results in comparison with previous reports and generalizations on North American and European species.

MATERIAL AND METHODS

Analyses using scanning electron microscopy (SEM) were performed on mature leaves of 27 taxa of the genus *Quercus* sampled in 11 states of Mexico (Table 1). Of these, 9 taxa were white oaks (section *Quercus*) and 18 taxa were red oaks (section *Lobatae*), encompassing various degrees of relatedness. Several

Table 1. List of taxa sampled for this study and state and locality of collection.

Taxa	State of collection	Locality	Lat N / Long W	Voucher
Section <i>Quercus</i>				
<i>Q. arizonica</i>	Durango	Tepehuanes	25°20' / 105°43'	<i>C. Scareli 1</i> (private collection)
<i>Q. deserticola</i>	Michoacán	Capula	19°28' / 101°30'	<i>C. Scareli 19</i> (IEB)
<i>Q. glaucooides</i>	Oaxaca	Ixtlán	17°19' / 96°29'	<i>C. Scareli 2</i> (IEB)
<i>Q. liebmannii</i>	Guerrero	Along highway 93, Tixtla de Guerrero	17°34' / 99°23'	<i>C. Scareli 3</i> (IEB)
<i>Q. magnoliifolia</i>	Guerrero	Cerro Huizteco, Taxco de Alarcón	18°35' / 99°35'	<i>C. Scareli 4</i> (IEB)
<i>Q. oleoides</i>	Oaxaca	Ixtlán	17°19' / 96°29'	<i>C. Scareli 5</i> (IEB)
<i>Q. peduncularis</i>	Chiapas	San Cristóbal de las Casas	16°44' / 92°38'	<i>C. Scareli 6</i> (IEB)
<i>Q. resinosa</i>	Michoacán	San Miguel del Monte	19°36' / 101°07'	<i>C. Scareli 7</i> (IEB)
<i>Q. rugosa</i>	Michoacán	Along highway 15, Zacapu	19°49' / 101°47'	<i>C. Scareli 8</i> (IEB)
Section <i>Lobatae</i>				
<i>Q. acutifolia</i>	Guerrero	Cerro Huizteco, Taxco de Alarcón	18°35' / 99°35'	<i>C. Scareli 9</i> (IEB)
<i>Q. affinis</i>	Puebla	Zacatlán	19°56' / 97°57'	<i>C. Scareli 10</i> (IEB)
<i>Q. castanea</i>	Morelos	Huitzilac	19°01' / 99°16'	<i>C. Scareli 11</i> (IEB)
<i>Q. coccolobifolia</i>	Sonora	Yecora	28°22' / 108°56'	<i>C. Scareli 12</i> (IEB)
<i>Q. conspersa</i>	Guerrero	Along highway 93, Tixtla de Guerrero	17°34' / 99°23'	<i>C. Scareli 13</i> (IEB)
<i>Q. conzattii</i>	Durango	La Michilia	23°19' / 104°11'	<i>C. Scareli 14</i> (IEB)
<i>Q. crassifolia</i>	Michoacán	Santa Clara del Cobre	19°24' / 101°38'	<i>C. Scareli 15</i> (IEB)
<i>Q. crassipes</i>	Michoacán	Santa Clara del Cobre	19°24' / 101°38'	<i>C. Scareli 17</i> (IEB)
<i>Q. crispipilis</i>	Chiapas	Along highway 199, Ocosingo	16°57' / 92°06'	<i>C. Scareli 18</i> (private collection)
<i>Q. x dysophylla</i>	Michoacán	Santa Clara del Cobre	19°24' / 101°38'	<i>C. Scareli 20</i> (IEB)
<i>Q. eduardii</i>	Durango	La Ferrería	23°56' / 104°42'	<i>C. Scareli 21</i> (IEB)
<i>Q. fulva</i>	Sinaloa	Loberas	23°30' / 105°50'	<i>C. Scareli 22</i> (private collection)
<i>Q. laurina</i>	Michoacán	Santa Clara del Cobre	19°24' / 101°38'	<i>C. Scareli 23</i> (IEB)
<i>Q. ocoteifolia</i>	Chiapas	San Cristóbal de las Casas	16°44' / 92°38'	<i>C. Scareli 24</i> (IEB)

Table 1. Continuation.

Taxa	State of collection	Locality	Lat N / Long W	Voucher
<i>Q. radiata</i>	Durango	Tepehuanes	25°20' / 105°43'	<i>C. Scareli</i> 25 (IEB)
<i>Q. scytophylla</i>	Guerrero	Along highway 93, Tixtla de Guerrero	17°34' / 99°23'	<i>C. Scareli</i> 26 (IEB)
<i>Q. urbanii</i>	Guerrero	Cerro Huizteco, Taxco de Alarcón	18°35' / 99°35'	<i>C. Scareli</i> 27 (IEB)
<i>Q. viminea</i>	Jalisco	Chimaltitlán/Los Huicholes	21°46' / 103°46'	<i>C. Scareli</i> 28 (IEB)

groups of closely related species with problematic taxonomic delimitation were included, as well as species that are known to hybridize. For example, *Q. affinis* and *Q. laurina* are morphologically distinguishable but intergrade within an area of probable secondary contact and hybridization (González-Rodríguez et al., 2004), and are also related to *Q. ocoteifolia* (Valencia, 1994). *Quercus konzattii*, *Q. radiata* and *Q. urbanii* were included by Spellenberg and Bacon (1996) in subsection *Racemiflorae* of the red oaks, and have similar leaf morphologies. The first one of these species hybridizes with *Q. eduardii*, a phenotypically very different oak (Bacon and Spellenberg, 1996). The taxon named *Q. x dysophylla* is a hybrid between *Q. crassipes* and *Q. crassifolia*, also two distantly related species (Tovar-Sánchez and Oyama, 2004). Other groups difficult to delimit and/or hybridizing species included in this study were *Q. acutifolia* and *Q. conspersa* (Romero et al., 2000), *Q. liebmannii*, *Q. magnoliifolia*, *Q. peduncularis* and *Q. resinosa*, and *Q. coccolobifolia* and *Q. viminea* (Table 1).

Leaves used for SEM analysis were collected, stored in paper bags, and dried at room temperature in a shaded place. A pressed specimen was also prepared for each tree sampled, and the taxonomic identification of the material was performed at the National Herbarium of Mexico (MEXU). Vouchers were deposited at the Herbarium IEB, Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A.C. (Table 1). In total, four individuals per species and three leaves per individual were analyzed. Samples to be observed with SEM were prepared by removing approximately 24 mm² from the internodal zone of each leaf. The samples were affixed to aluminum stubs with carbon conductive adhesive tape and gold coated (Bal-Tec SCD 050 sputter-coater). Observations were performed using a scanning electron microscope Jeol (5610LV) at an accelerating voltage of 15 KV (Hayat, 1983). The nomenclature

proposed by Barthlott et al. (1998) was followed for the description of epicuticular waxes, and the guides of Hardin (1979a) and Theobald et al. (1979) were used for the classification of trichomes.

Several studies of micromorphological structures in oaks have concentrated only on the abaxial leaf surface (e.g. Bussotti and Grossoni, 1997; Valencia and Delgado, 2003), because it usually has a greater diversity of trichome types and therefore provides more characters for identification (Hardin, 1979b; Llamas et al., 1995). In this study, however, both the abaxial and adaxial leaf surfaces of the species were analyzed, as recommended by Hardin (1979b), because the quantitative and qualitative differences among the two surfaces may be a source of additional information.

For each species, the maximum, minimum and mean number and length of trichome rays were obtained for the different types of trichomes present on both the abaxial and adaxial leaf surfaces. For a few species it was not possible to obtain some of these data because of problems with the preparation of the samples.

RESULTS

There was variation in epicuticular waxes, types of trichomes, and position of stomata with respect to leaf surface among the 27 sampled *Quercus* species (Tables 2 and 3). The types of trichomes observed were glandular (simple and bulbous) and eglandular (solitary, stellate, fused stellate, multiradiate, fasciculate and fasciculate stipitate). There were also differences in the number of rays and ray length among the studied species. In general, multiradiate, fasciculate stipitate and stellate trichomes had more and longer rays than other trichome types. In contrast, the simple glandular trichomes were comparatively shorter, but there were some exceptions, for example on the abaxial leaf surfaces of *Q. conzattii*, *Q. x dysophylla*, *Q. fulva*, *Q. rugosa* and *Q. viminea*, and on the adaxial leaf surfaces of *Q. eduardii* and *Q. laurina* (see the following description of each species).

The types of epicuticular waxes were films, grooved films, crusts, granules, platelets and platelets arranged in rosettes. The most frequent types observed on the abaxial surface were films (44.4%), followed by platelets (29.6%), whereas the adaxial surface was more diverse in the types of waxes present; the most frequent were crusts (48.2%), films (25.9%) and platelets arranged in rosettes (14.8%). Grooved film was the least frequent type on both the adaxial and abaxial surfaces (3.7%).

The shape of stomata was elliptical in all species analyzed. Nevertheless, there were differences in the position of stomata with respect to leaf surface, and in

Table 2. Types of trichomes present on leaves of 27 Mexican *Quercus* species. Adaxial surface / abaxial surface. + = present, - = absent.

Taxon	Trichome types							
	Simple	Bulbous	Solitary	Multiradiate	Stellate	Fused stellate	Fasciculate stipitate	Fasciculate
Section <i>Quercus</i>								
<i>Q. arizonica</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	+/+	-/-	-/-
<i>Q. deserticola</i>	+/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	+/-
<i>Q. glaucoides</i>	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	-/-
<i>Q. liebmannii</i>	+/+	-/-	-/-	-/-	-/+	-/+	-/+	-/-
<i>Q. magnoliifolia</i>	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	-/-	-/-
<i>Q. oleoides</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	-/-	-/-
<i>Q. peduncularis</i>	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	-/+
<i>Q. resinosa</i>	-/+	-/-	-/-	+/-	+/-	-/+	-/+	-/-
<i>Q. rugosa</i>	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	+/+	-/+
Section <i>Lobatae</i>								
<i>Q. acutifolia</i>	-/+	-/-	-/+	-/+	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>Q. affinis</i>	+/+	-/-	-/-	+/-	-/-	-/-	-/+	-/-
<i>Q. castanea</i>	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	+/+
<i>Q. coccolobifolia</i>	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	-/-
<i>Q. conspersa</i>	-/+	-/-	-/-	-/-	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>Q. conzattii</i>	+/+	-/-	-/-	+/-	-/+	-/-	-/+	-/-
<i>Q. crassifolia</i>	+/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	-/-
<i>Q. crassipes</i>	-/+	-/-	-/-	-/+	-/-	-/-	-/+	-/-
<i>Q. crispipilis</i>	-/-	-/-	-/-	+/-	-/-	-/-	-/+	-/-
<i>Q. x dysophylla</i>	-/+	-/-	-/-	+/-	-/+	-/-	-/+	-/-
<i>Q. eduardii</i>	+/+	-/-	-/-	-/+	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>Q. fulva</i>	-/+	-/-	-/-	+/+	-/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. laurina</i>	-/+	-/-	-/-	-/+	-/-	-/-	+/+	-/-
<i>Q. ocoteifolia</i>	+/+	-/-	-/-	-/-	+/+	-/-	-/-	-/-
<i>Q. radiata</i>	-/+	-/-	-/-	+/+	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Q. scytophylla</i>	-/-	-/-	-/-	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. urbanii</i>	+/+	-/-	-/-	-/-	-/-	+/-	-/+	-/-
<i>Q. viminea</i>	+/+	-/+	-/-	+/-	-/+	-/-	-/-	-/-

Table 3. Types of epicuticular wax present on leaves of 27 Mexican *Quercus* species. Adaxial surface / abaxial surface. + = present, - = absent.

Taxon	Epicuticular wax					
	Film	Grooved film	Crusts	Granules	Platelets	Platelets in rosettes
Section <i>Quercus</i>						
<i>Q. arizonica</i>	-/-	-/-	+/-	-/-	-/+	-/-
<i>Q. deserticola</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	+/-
<i>Q. glaucoides</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	+/-
<i>Q. liebmannii</i>	-/+	-/-	+/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. magnoliifolia</i>	-/+	+/-	-/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. oleoides</i>	-/+	-/-	-/-	+/-	-/-	-/-
<i>Q. peduncularis</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	+/-
<i>Q. resinosa</i>	+/-	-/-	-/-	-/+	-/-	-/-
<i>Q. rugosa</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	+/-
Section <i>Lobatae</i>						
<i>Q. acutifolia</i>	+/-	-/-	+/+	-/+	+/+	-/-
<i>Q. affinis</i>	-/-	-/+	-/-	-/+	+/-	-/-
<i>Q. castanea</i>	-/-	-/-	+/-	-/-	+/+	-/-
<i>Q. coccolobifolia</i>	-/-	-/-	-/-	-/-	+/+	-/-
<i>Q. conspersa</i>	-/-	-/-	+/-	+/+	-/-	-/-
<i>Q. conzattii</i>	-/-	-/-	+/+	-/-	-/-	-/-
<i>Q. crassifolia</i>	-/+	-/-	+/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. crassipes</i>	-/+	-/-	+/-	-/-	+/-	-/-
<i>Q. crispipilis</i>	-/+	-/-	+/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. x dysophylla</i>	+/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. eduardii</i>	+/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. fulva</i>	-/+	-/-	+/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. laurina</i>	+/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. ocoteifolia</i>	+/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
<i>Q. radiata</i>	-/-	-/-	+/+	-/-	-/-	-/-
<i>Q. scytophylla</i>	-/-	-/-	+/+	-/-	-/-	-/-
<i>Q. urbanii</i>	-/-	-/-	+/+	-/-	-/-	-/-
<i>Q. viminea</i>	+/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-

the types of waxes that cover the stomatic structure. The stomata were raised in 63% of the species, leveled with the leaf surface in 29.6%, and both raised and leveled in 7.4% of the studied oaks. In some of the species, the waxes that cover the stomata were different from the wax present on the leaf surface. However, these characters provided comparatively less taxonomic information than trichomes and waxes covering the leaf surface. In the next section, we present the foliar micromorphological descriptions of the *Quercus* species analyzed, grouped according to the two infra-generic sections represented in this study, *Quercus* (white oaks) and *Lobatae* (red oaks).

Subgenus *Quercus*, section *Quercus*

***Q. arizonica* Sarg.** Epicuticular waxes are platelets on the abaxial surface and crusts on the adaxial surface. The stomata are raised and covered by wax platelets (Fig. 1). On the abaxial surface there are fused stellate trichomes, with 10 rays (391-565 μm), covered by grooved wax film, and on the adaxial surface there are fused stellate trichomes, with 5-9 rays (168-365 μm), covered with wax crusts.

***Q. deserticola* Trel.** Leaves with wax platelets on the abaxial surface (Fig. 3) and platelets arranged in rosettes on the adaxial side. The stomata are raised and covered with wax platelets. There are simple (52 μm) and fasciculate stipitate trichomes (4-6 arms, 231-423 μm) on the abaxial surface (Figs. 2 and 3), and simple (38 μm) and fasciculate trichomes (3-5 arms, 227-353 μm) on the adaxial surface. All trichome types observed are covered with wax film.

***Q. glaucoides* M.Martens et Galeotti.** The adaxial surface has epicuticular platelets of wax arranged in rosettes (Fig. 4), and the abaxial surface has platelets. The stomata are raised, with wax platelets. Two types of trichomes are present on the abaxial surface, simple and fasciculate stipitate. Simple trichomes are short (50-94 μm) and are covered in their apical and median region by wax film and in their base by wax arranged in platelets. Fasciculate stipitate trichomes have 6 arms (282-323 μm), and are covered by wax film.

***Q. liebmannii* Oerst.** The epicuticular waxes are films on the abaxial surface and crusts on the adaxial surface (Fig. 5). The stomata are raised, with wax film. On the abaxial surface there are four types of trichomes: stellate trichomes, with 8-10 rays about 165-169 μm long, fused stellate trichomes (with 8-10 arms), fasciculate

stipitate with 6-7 rays (109-200 μm), and simple trichomes (53 μm). On the adaxial surface there are only simple trichomes about 112 μm long. All trichomes were covered with wax film, except simple trichomes, that were covered with grooved film.

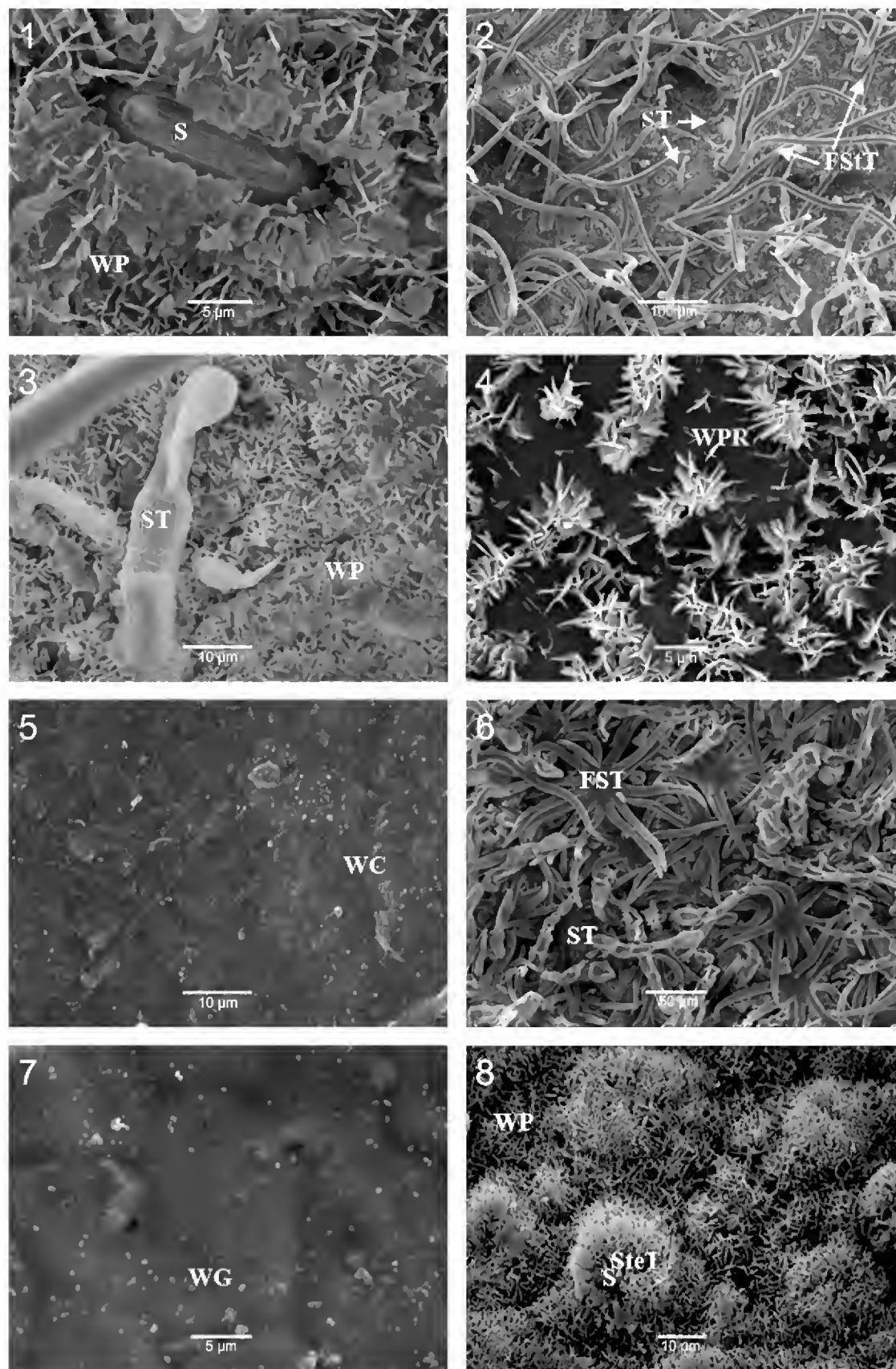
***Q. magnoliifolia* Née.** Epicuticular wax film is present on the abaxial surface and grooved wax film on the adaxial surface. The stomata are situated at the same level of the leaf surface and covered by wax film. Simple trichomes about 15-108 μm long, and fused stellate trichomes with 7-16 rays (76-112 μm), are present on the abaxial surface (Fig. 6), both types covered with grooved wax film. Trichomes were not observed on the adaxial surface.

***Q. oleoides* Schltdl. et Cham.** Epicuticular wax film is present on the abaxial surface and wax granules on the adaxial surface (Fig. 7). The stomata are raised and with wax crusts. There are fused stellate trichomes, with 13 short rays (57-93 μm) on the abaxial surface, covered with wax film. Trichomes are absent from the adaxial surface.

***Q. peduncularis* Née.** On the abaxial surface waxes are structured in platelets (Fig. 8), and in platelets arranged in rosettes on the adaxial surface. The stomata are raised above the epidermis and covered by wax platelets (Fig. 8). Simple trichomes (56 μm), fasciculate trichomes with 2-3 long arms (429-607 μm), and fasciculate stipitate trichomes with 5 arms (478 μm), are present on the abaxial surface. The types of waxes covering the trichomes are crusts in the case of fasciculate trichomes and grooved wax film in fasciculate stipitate trichomes. Simple trichomes are covered by wax film on their apical and median portions and by platelets on the base. The adaxial surface is glabrous.

***Q. resinosa* Liebm.** Waxes arranged in granules are present on the abaxial surface (Fig. 9) and there are wax films on the adaxial surface. The stomata are raised and covered with wax film (Fig. 9). On the abaxial surface there are simple trichomes (70-87 μm), fused stellate trichomes with 9-15 rays measuring 104-208 μm , and fasciculate stipitate trichomes with 4-5 arms about 229-292 μm long, while the adaxial surface has stellate trichomes with 8-11 rays (66-198 μm) (Fig. 10), and multiradiate trichomes, with 8 rays (87-106 μm). All trichome types are covered by wax film, except multiradiate trichomes, that show fissured wax films.

***Q. rugosa* Née.** The types of waxes present are platelets on the abaxial surface and platelets arranged in rosettes on the adaxial surface. The stomata are raised and cov-



Figs. 1-8. (FST = fused stellate trichomes, FStT = fasciculate stipitate trichomes, S = stomata, ST = simple trichomes, StT = stellate trichomes, WC = epicuticular wax crust, WG = epicuticular wax granules, WP = epicuticular wax platelets, WPR = epicuticular wax platelets arranged in rosettes). Fig. 1. *Quercus arizonica* Sarg. (abaxial surface). Figs. 2, 3. *Quercus deserticola* Trel. (abaxial surface). Fig. 4. *Quercus glaucoides* M.Martens et Galeotti (adaxial surface). Fig. 5. *Quercus liebmannii* Oerst. (adaxial surface). Fig. 6. *Quercus magnoliifolia* Née (abaxial surface). Fig. 7. *Quercus oleoides* Schltdl. et Cham. (adaxial surface). Fig. 8. *Quercus peduncularis* Née (abaxial surface).

ered with wax platelets. The trichomes on the abaxial surface are simple (161-238 μm), fasciculate with 2-3 long rays (527-818 μm), and fasciculate stipitate with 3-5 rays (316-368 μm). On the adaxial surface trichomes are fasciculate stipitate with 4-5 rays 25-403 μm long. All trichome types are covered with fissured wax film.

Subgenus *Quercus*, section *Lobatae*

***Q. acutifolia* Née.** On the abaxial surface epicuticular waxes are arranged in granules and in platelets transitional to crusts, the adaxial surface is covered mainly by wax film, but with a few platelets and crusts. The stomata are leveled with the leaf surface, covered by wax crusts. The trichomes on the abaxial surface (Fig. 11) are simple (11-87 μm), multiradiate with 9 short arms (50-62 μm), stellate with 5-6 arms measuring 97-335 μm and solitary (71 μm), all covered by wax film, except the stellate trichomes, which also have wax granules. The adaxial surface is glabrous.

***Q. affinis* Scheidw.** The abaxial surface has grooved wax film and granules, the adaxial surface has platelets. The stomata are raised and covered with wax film (Fig. 12). On the abaxial surface we observed simple trichomes (29-91 μm) and fasciculate stipitate trichomes with 12 rays (184-324 μm). On the adaxial surface there are simple (94-104 μm) and multiradiate trichomes with 5-11 rays (69-164 μm). The simple trichomes are covered by wax film with a few grooves, the fasciculate stipitate trichomes with wax film, and the multiradiate trichomes with wax film, grooved film, and granules.

***Q. castanea* Née.** This species has wax arranged in platelets on the abaxial surface, and wax arranged in crusts and platelets on the adaxial surface. The stomata are raised and covered with wax platelets. The trichomes on the abaxial surface are simple (79-125 μm), fasciculate with about 4 long arms (462-581 μm), and fasciculate stipitate with 7-8 arms (368-526 μm). Simple trichomes are covered with wax film and fasciculate stipitate trichomes with wax platelets. On the adaxial surface there are short fasciculate trichomes with two arms (177-184 μm), covered with wax crusts.

***Q. coccolobifolia* Trel.** The epicuticular wax is arranged in platelets on both leaf surfaces. The stomata are raised, and also covered with wax platelets (Fig. 13). The trichomes on the abaxial surface are fasciculate stipitate (with 7-9 rays, 308-392 μm) with wax granules, and simple (82-100 μm) with wax film on the apical and medial regions and platelets on the base. Trichomes are absent on the adaxial surface.

***Q. conspersa* Benth.** Leaves of this species have granules of wax on the abaxial surface and crusts and granules on the adaxial side. Stomata are at the level of the epidermal surface, covered with wax of the layer type. Trichome types present on the abaxial surface are simple (110-170 μm) and stellate with 7-9 arms, covered with wax layers.

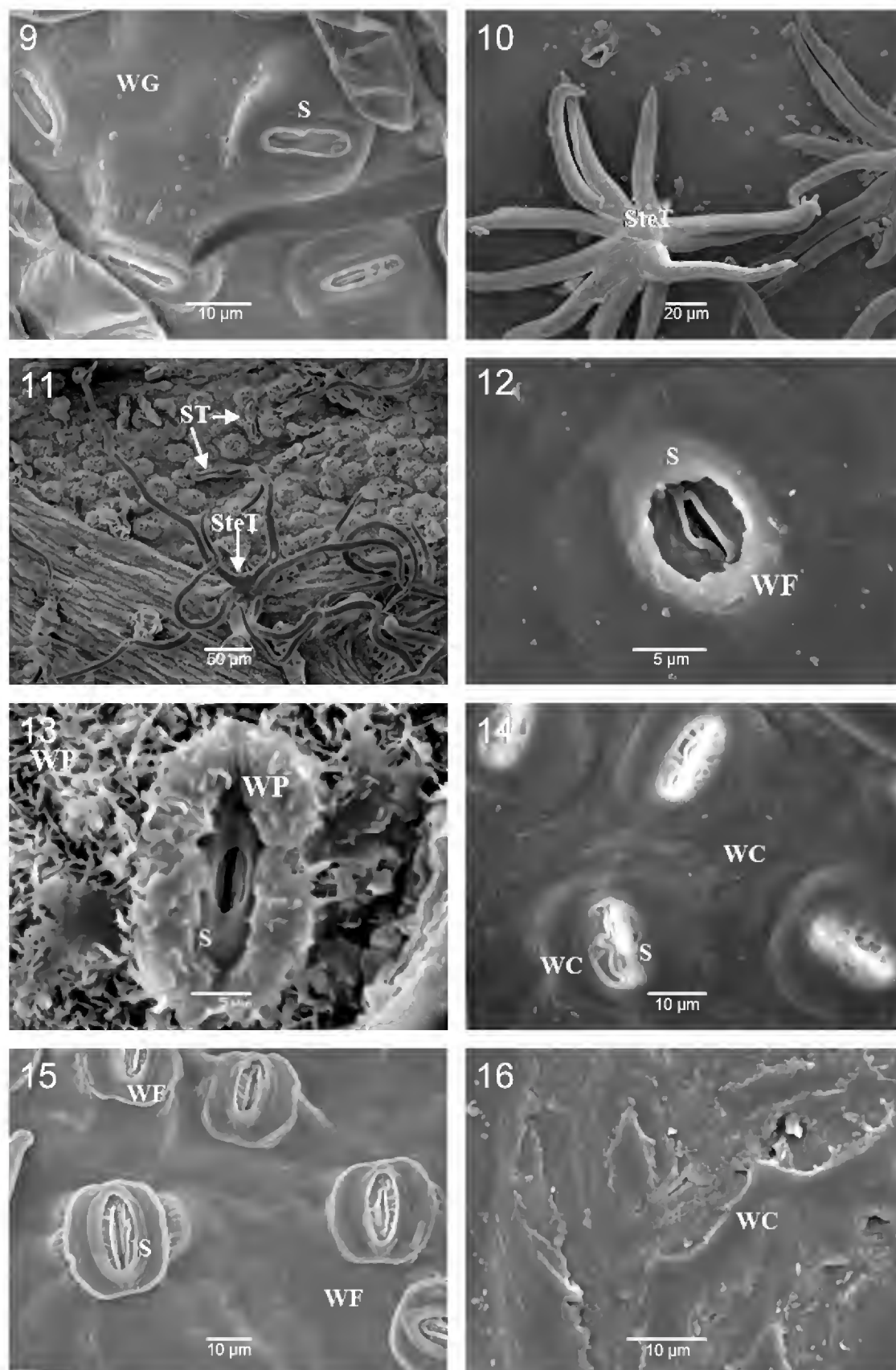
***Q. conzattii* Trel.** Wax crusts are present on both leaf surfaces. The stomata are raised, also with wax crusts (Fig. 14). Trichomes on the abaxial surface are simple (114-183 μm), fasciculate stipitate with 3-8 rays measuring 136-833 μm , and stellate. The wax covering trichomes is of the film-type, with a few grooves. Trichomes on the adaxial surface are simple (74-141 μm) and multiradiate with 6-10 rays (103-184 μm), both types covered with wax films.

***Q. crassifolia* Humb. et Bonpl.** Epicuticular wax films are present on the abaxial surface, and crusts on the adaxial surface. The stomata are raised and covered with wax film. The abaxial surface has simple and fasciculate stipitate trichomes with 8-10 short arms (40-69 μm), and the adaxial surface shows simple trichomes. Film waxes cover all trichomes types in this species.

***Q. crassipes* Humb. et Bonpl.** The abaxial surface is covered by wax film (Fig. 15), while on the adaxial surface waxes are arranged as crusts (Fig. 16) and platelets. The stomata are raised, with wax film (Fig. 15). Simple trichomes (83-139 μm), multiradiate trichomes (9 rays, 77 μm long) and fasciculate stipitate trichomes (5-8 rays, 80-321 μm long) are present on the abaxial surface, all of them covered by wax film. Trichomes were not observed on the adaxial surface.

***Q. crispipilis* Trel.** The abaxial surface is covered with wax film and the adaxial surface with wax crusts. The stomata are leveled with the leaf surface and covered with wax film. The trichome types observed were fasciculate stipitate on the abaxial surface and multiradiate with 6-8 rays (74-100 μm) on the adaxial surface. The wax covering the trichomes is arranged as grooved film.

***Q. x dysophylla* Benth.** With epicuticular wax film on both the abaxial and adaxial surfaces. The stomata are raised and also covered with wax film. Trichomes are simple (133-168 μm), fasciculate stipitate (with 5-7 arms, 125-207 μm long) (Fig. 17) and stellate (with 5 arms, 121 μm long) types on the abaxial surface, and of multiradiate type (with 6-8 arms, 78-89 μm long) on the adaxial surface. All trichomes types are covered by wax film (Fig. 18).



Figs. 9-16. (S = stomata, ST = simple trichomes, SteT = stellate trichomes, WC = epicuticular wax crust, WF = epicuticular wax film, WG = epicuticular wax granules, WP = epicuticular wax platelets). Figs. 9, 10. *Quercus resinosa* Liebm. (abaxial and adaxial surface respectively). Fig. 11. *Quercus acutifolia* Née (abaxial surface). Fig. 12. *Quercus affinis* Scheidw. (abaxial surface). Fig. 13. *Quercus coccolobifolia* Trel. (abaxial surface). Fig. 14. *Quercus conzattii* Trel. (abaxial surface). Figs. 15, 16. *Quercus crassipes* Humb. et Bonpl. (abaxial and adaxial surface, respectively).

***Q. eduardii* Trel.** Both abaxial and adaxial surfaces are covered with wax film. The stomata are leveled with the leaf surface and covered with wax film. The abaxial surface has stellate trichomes with 9-15 long rays (72-946 μm) covered with crusts of wax, and simple trichomes (53-112 μm) covered with wax film (Fig. 19). On the adaxial surface there are multiradiate trichomes (with 6-13 rays, 42-243 μm long) and simple trichomes (64-171 μm), both covered with wax film.

***Q. fulva* Liebm.** The abaxial surface has epicuticular wax film and the adaxial surface wax crusts. The stomata are raised and covered with wax crusts. The trichomes observed on the abaxial surface are multiradiate with 12-20 rays (98-180 μm) covered with wax granules, and simple trichomes (150 μm) covered with wax film (Fig. 20), and on the adaxial surface we observed multiradiate trichomes with 9 arms measuring 119-143 μm , covered with wax granules.

***Q. laurina* Humb. et Bonpl.** Epicuticular waxes are of the film type on both surfaces. The stomata are raised and with wax of the film type. On the abaxial surface trichomes are multiradiate with 8 arms (150-160 μm), fasciculate stipitate with 6-11 arms (280-500 μm) and simple (16-265 μm), and on the adaxial surface fasciculate stipitate. Wax film covers all trichome types.

***Q. ocoteifolia* Liebm.** Both leaf surfaces have epicuticular wax film. The stomata are raised and also covered with wax film. The trichomes are stellate, with 4-8 arms (162-368 μm), and simple (78-105 μm) on the abaxial surface (Fig. 21); and stellate with 5-6 arms (267-367 μm), and simple (73-135 μm) on the adaxial surface. All trichomes are covered with grooved wax film.

***Q. radiata* Trel.** Crusts of wax are present on both surfaces. The stomata are both raised above and leveled with the foliar surface and covered with wax crusts. The abaxial surface has simple trichomes (60 μm), multiradiate trichomes with 8 arms (115-156 μm), and fasciculate stipitate trichomes with 6 arms. The trichomes are covered with wax film sometimes approaching granules in shape. The adaxial surface has multiradiate trichomes with 6-8 rays (61-300 μm), covered with wax film.

***Q. scytophylla* Liebm.** Wax crusts are present on both the abaxial and adaxial surfaces. The stomata are raised and also covered with wax crusts. The trichomes on the abaxial surface are multiradiate with 7-8 arms (71-114 μm), covered with wax film. Trichomes were not observed on the adaxial surface.

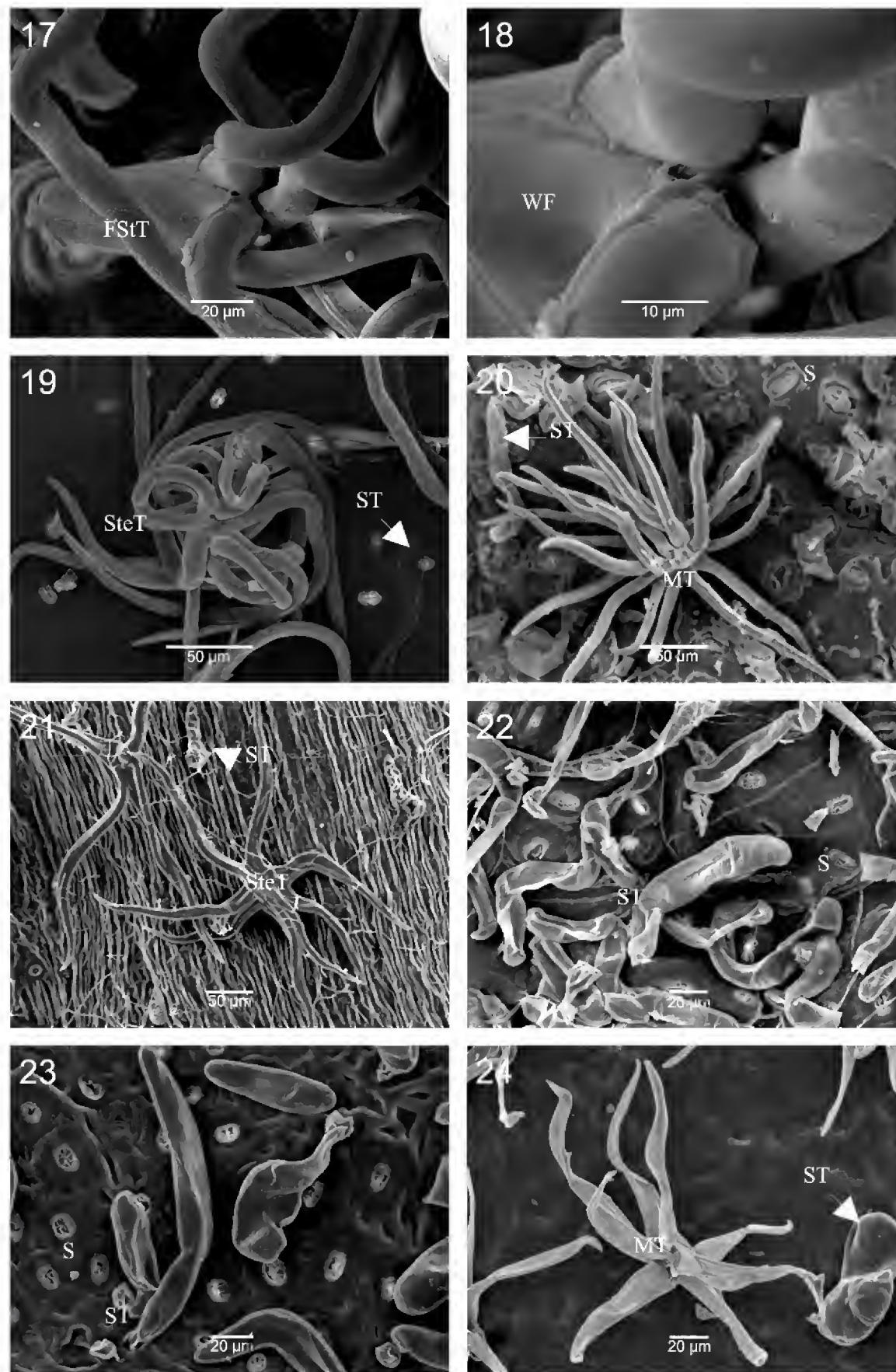
***Q. urbanii* Trel.** Epicuticular wax crusts were observed on both leaf surfaces. The stomata are raised and covered with wax crusts (Fig. 22). The trichomes are simple (103-111 μm) (Fig. 22) and fasciculate stipitate on the abaxial surface; both types covered with wax film. On the adaxial surface there are simple trichomes (93 μm) and fused stellate trichomes with 14 rays (69-100 μm), covered with wax crusts and grooved film, respectively.

***Q. viminea* Trel.** Epicuticular wax films were present on both the abaxial and adaxial surfaces. Stomata are raised and covered with wax film (Fig. 23). The trichome types observed on the abaxial surface were simple (68-173 μm) (Fig. 23), stellate (with 5 rays, 68-87 μm long) and bulbous (15-23 μm), and on the adaxial surface simple (74-102 μm) and multiradiate (with 6-11 rays, 59-150 μm long) (Fig. 24). All the trichome types are covered with grooved wax film.

These results indicated that the five groups of closely related species with some problems of taxonomic delimitation that were included in the study, namely 1) *Q. liebmannii*, *Q. magnoliifolia*, *Q. peduncularis* and *Q. resinosa*, 2) *Q. affinis*, *Q. laurina* and *Q. ocoteifolia*, 3) *Q. konzattii*, *Q. radiata* and *Q. urbanii*, 4) *Q. acutifolia* and *Q. conspersa* and 5) *Q. coccolobifolia* and *Q. viminea*, show qualitative differences in the types of waxes and trichomes present, as well as quantitative differences in the number and length of trichome rays, thus contributing to an important extent to the characterization of these species. This has permitted the elaboration of identification keys to separate the species within each of these groups:

Group 1

- 1 Adaxial leaf surface glabrous.
 - 2 Abaxial surface with simple, fasciculate stipitate and fasciculate trichomes, epicuticular wax forming platelets on the abaxial surface and platelets in rosettes on the adaxial surface *Q. peduncularis*
 - 2 Abaxial surface with simple and fused stellate trichomes, wax film on the abaxial surface and grooved film on the adaxial surface *Q. magnoliifolia*
- 1 Adaxial surface with trichomes.
 - 3 Trichomes simple on the adaxial surface, abaxial surface with stellate, fused stellate and fasciculate stipitate trichomes, wax forming films on the abaxial surface and crusts on the adaxial surface *Q. liebmannii*
 - 3 Trichomes multiradiate and stellate on the adaxial surface, abaxial surface with simple, fused stellate and fasciculate stipitate trichomes, wax forming films on the adaxial surface and granules on the abaxial surface *Q. resinosa*



Figs. 17-24. (FSiT = fasciculate stipitate trichomes, MT = multiradiate trichomes, S = stomata, ST = simple trichomes, SteT = stellate trichomes, WF = epicuticular wax film). Figs. 17, 18. *Quercus dysophylla* Benth. (abaxial surface). Fig. 19. *Quercus eduardii* Trel. (abaxial surface). Fig. 20. *Quercus fulva* Liebm. (abaxial surface). Fig. 21. *Quercus ocoteifolia* Liebm. (abaxial surface). Fig. 22. *Quercus urbanii* Trel. (abaxial surface). Figs. 23, 24. *Quercus viminea* Trel. (abaxial and adaxial surface, respectively).

Group 2

- 1 Trichomes stellate on both the adaxial and abaxial surfaces..... *Q. ocoteifolia*
- 1 Trichomes multiradiate and fasciculate stipitate on one or both surfaces.
 - 2 Trichomes simple and multiradiate on the adaxial surface, abaxial surface with fasciculate stipitate trichomes, epicuticular wax forming platelets on the adaxial surface and grooved films and granules on the abaxial surface
..... *Q. affinis*
 - 2 Trichomes fasciculate stipitate on the adaxial surface, abaxial surface with simple, multiradiate and fasciculate stipitate trichomes, wax forming films on both surfaces *Q. laurina*

Group 3

- 1 Trichomes simple and fused stellate on the adaxial surface, abaxial surface with simple and fasciculate stipitate trichomes, multiradiate trichomes absent
..... *Q. urbanii*
- 1 Trichomes multiradiate on the adaxial or both surfaces.
 - 2 Trichomes multiradiate on the adaxial surface, abaxial surface with simple, multiradiate and fasciculate trichomes *Q. radiata*
 - 2 Trichomes simple and multiradiate on the adaxial surface, abaxial surface with simple, stellate and fasciculate stipitate trichomes on the abaxial surface *Q. conzattii*

Group 4

- 1 Adaxial surface glabrous, abaxial surface with simple, solitary, multiradiate and stellate trichomes, wax forming films, crusts and platelets on the adaxial surface and crusts, granules and platelets on the abaxial surface *Q. acutifolia*
- 1 Adaxial surface glabrous, adaxial surface with simple and stellate trichomes, wax forming crusts and granules on the adaxial surface, and granules on the abaxial surface *Q. conspersa*

Group 5

- 1 Adaxial surface glabrous, abaxial surface with simple and fasciculate stipitate trichomes, wax forming platelets on both surfaces *Q. coccolobifolia*
- 1 Adaxial surface with simple and multiradiate trichomes, abaxial surface with simple, bulbous and stellate trichomes, wax forming films on both surfaces
..... *Q. viminea*

DISCUSSION

The variation observed among Mexican oak species in all micromorphological features examined confirmed the high taxonomic value of these foliar characters, particularly epicuticular waxes and trichomes. The combination of character states was different for each species, thus making it possible to use these features to differentiate even those species that are difficult to distinguish on the basis of macromorphological characters only. However, at higher taxonomical levels few clearly distinctive traits could be found among the different groups. In previous studies, Hardin (1979a, b) suggested that certain trichome types are characteristic for particular groups of oak species in Eastern North America. For example, he found that stellate trichomes were restricted to section *Quercus* (white oaks) and that the fused stellate type was only present in the *Virentes* group (“live oaks”). Additionally, rosulate and multiradiate trichomes were only observed in section *Lobatae* (red oaks) (Hardin, 1979a, b). In the case of European species, Llamas et al. (1995) observed fused stellate trichomes in *Sclerophyllodrys* and *Cerris* species, and solitary, multiradiate and stellate trichomes in white oak species. Bussotti and Grossoni (1997) reported stellate and fused stellate trichomes in *Sclerophyllodrys*, the stellate and multiradiate types in *Cerris*, and for section *Quercus*, mainly the stellate and fasciculate stipitate types. In our study, multiradiate trichomes were not observed in white oaks with the exception of *Q. resinosa*, while 67% of the red oak species had this type of trichome (Table 2). The fused stellate type was present in *Q. oleoides* (*Virentes* group), but also in four other white oak species, and absent in red oak species, except *Q. urbanii*. The frequency of presence of the other trichome types did not differ very markedly between red and white oaks (Table 2). These patterns indicate that parallel losses and acquisitions of trichome types have occurred among the individual species and species groups in the genus *Quercus* (Hardin, 1979b).

Fewer studies have examined the variation in epicuticular waxes among oak species. Bussotti and Grossoni (1997) found that the abaxial surface of European white oaks is characterized by waxes arranged in vertical scales, and *Cerris* and *Sclerophyllodrys* by smooth waxes. A comparatively wider diversity of waxes was observed in the Mexican oaks, although species groups were not clearly characterized by specific types (Table 3).

The examination of trichome traits has also been considered to serve as a reliable clue to identify hybridization among oak species, because the trichomes of some putative hybrids appear to be a combination of the parental types (e.g. Hardin, 1979b; Spellenberg, 1998). The samples analyzed in this study included a hybrid

taxon, *Q. x dysophylla* and its two putative parental species, *Q. crassipes* and *Q. crassifolia* (Tovar-Sánchez and Oyama, 2004). In this case, a clear pattern of combination of the parental traits in the hybrid was not observed. The hybrid had traits not observed in any of the putative parental species (stellate trichomes), and lacked other traits present in both parents (epicuticular wax crusts) (Tables 2 and 3). This result shows, as has been emphasized in several recent studies and reviews (McDade, 1990; Rieseberg and Ellstrand, 1993; Rieseberg et al., 1999), that the non-intermediacy of phenotypic characters can occur in hybrids, which instead are most often a mosaic of characters states that can be identical to one parent, intermediate, more extreme than the parental states, or novel. Therefore, the unambiguous determination of hybrids on the sole basis of morphological characters can be problematical, and the use of genetic markers is recommended (Tovar-Sánchez and Oyama, 2004).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank M. A. Pérez Pérez, M. L. Herrera-Arroyo, O. Chassin, J. C. Herrera-Flores and J. M. Cruz for their help in the collection of samples, and N. Pérez Nasser for laboratory assistance. J. M. Peñaloza and A. L. Albarrán provided useful information about some of the species included in this study. A. Valencia García edited and formatted the images. Economic support was provided by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (grant 38550-V to K. O.).

LITERATURE CITED

- Aas, G. 1993. Taxonomical impact of morphological variation in *Quercus robur* and *Q. petraea*: a contribution to the hybrid controversy. *Ann. Sci. For.* 50 (Suppl. 1): 107-114.
- Bacon, J. R. and R. Spellenberg. 1996. Hybridization in two distantly related Mexican black oaks *Quercus konzattii* and *Quercus eduardii* (Fagaceae: *Quercus*: section *Lobatae*). *Sida* 17: 17-41.
- Barthlott, W., C. Neinhuis, D. Cutler, F. Ditsch, I. Meusel, I. Theisen and H. Wilhelmi. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot. J. Linn. Soc.* 126: 237-260.
- Bruschi, P., P. Grossoni and F. Bussotti. 2003. Within- and among tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees* 17: 164-172.
- Bruschi, P., G. G. Vendramin, F. Bussotti and P. Grossoni. 2000. Morphological and molecular differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus pubescens* Willd. (Fagaceae) in Northern and Central Italy. *Ann. Bot.* 85: 325-333.

- Bussotti, F. and P. Grossoni. 1997. European and Mediterranean oaks (*Quercus* L.; Fagaceae): SEM characterization of the micromorphology of the abaxial leaf surface. Bot. J. Linn. Soc. 124: 183-199.
- Eglinton, G. E. and R. J. Hamilton. 1967. Leaf epicuticular waxes. Science 156: 1322-1334.
- Engel, T. and W. Barthlott. 1988. Micromorphology of epicuticular waxes in Centrosperms. Plant Syst. Evol. 161: 71-85.
- González-Rodríguez, A. and K. Oyama. 2005. Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two hybridizing Mexican red oaks. Bot. J. Linn. Soc. 147: 427-435.
- González-Rodríguez, A., D. M. Arias, S. Valencia and K. Oyama. 2004. Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two Mexican red oaks. Am. J. Bot. 91: 401-409.
- Hardin, J. W. 1975. Hybridization and introgression in *Quercus alba*. J. Arnold Arboretum 56: 336-363.
- Hardin, J. W. 1979a. Atlas of foliar features in woody plants, I. Vestiture and trichome types of Eastern North American *Quercus*. Bull. Torrey Bot. Club 106: 313-325.
- Hardin, J. W. 1979b. Patterns of variation in foliar trichomes of eastern North American *Quercus*. Am. J. Bot. 66: 576-585.
- Haron, N. W. and D. M. Moore. 1996. The taxonomic significance of leaf micromorphology in the genus *Eugenia* L. (Myrtaceae). Bot. J. Linn. Soc. 120: 265-277.
- Hayat, M. A. 1983. Principles and techniques of scanning electron microscopy: Biological applications. Van Nostrand Reinhold Company. New York, USA. 267 pp.
- Kleinschmit, J. R. G., R. Bacilieri, A. Kremer and A. Roloff. 1995. Comparison of morphological and genetic traits of pedunculate oak (*Q. robur* L.) and sessile oak (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.). Silvae Genet. 44: 256-268.
- Kremer, A., J. L. Dupouey, J. D. Deans, J. Cottrell, U. Csaikl, R. Finkeldey, S. Espinel, J. Jensen, J. Kleinschmit, B. Van Dam, A. Ducouso, I. Forrest, U. Lopez de Heredia, A. J. Lowe, M. Tutkova, R. C. Munro, S. Steinhoff and V. Badeau. 2002. Leaf morphological differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* is stable across western European mixed stands. Ann. For. Sci. 59: 777-787.
- Llamas, F., C. Perez-Morales, C. Acedo and A. Penas. 1995. Foliar trichomes of the evergreen and semideciduous species of the genus *Quercus* (Fagaceae) in the Iberian Peninsula. Bot. J. Linn. Soc. 117: 47-57.
- Manos, P. S. 1993. Foliar trichome variation in *Quercus* section *Protobalanus* (Fagaceae). Sida 15: 391-403.
- Manos, P. S., J. J. Doyle and K. C. Nixon. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). Mol. Phylogenet. Evol. 12: 333-349.
- McDade, L. 1990. Hybrids and phylogenetic systematics I. Patterns of character expression in hybrids and their implications for cladistic analysis. Evolution 44: 1685-1700.
- Neinhuis, C. and W. Barthlott. 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self cleaning plant surfaces. Ann. Bot. 79: 667-677.
- Nixon, K. C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. New York, USA. pp. 447-458.

- Rieseberg, L. H. and N. C. Ellstrand. 1993. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization? *Crit. Rev. Plant Sci.* 12: 213-241.
- Rieseberg, L. H., M. A. Archer and R. K. Wayne. 1999. Transgressive segregation, adaptation and speciation. *Heredity* 83: 363-372.
- Romero, S., R. Lira and P. Dávila. 2000. A phenetic study of the taxonomic delimitation of *Quercus acutifolia* and *Q. conspersa* (Fagaceae). *Brittonia* 52: 177-187.
- Romero, S., E. C. Rojas and M. L. Aguilar. 2002. El género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de México. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89: 551-593.
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F., México. 432 pp.
- Spellenberg, R. 1992. A new species of black oak (*Quercus* subg. *Erythrobalanus*, Fagaceae) from the Sierra Madre Occidental, Mexico. *Am. J. Bot.* 79: 1200-1206.
- Spellenberg, R. 1998. *Quercus lesueuri*, un miembro meridional del complejo de *Q. x undulata* (Fagaceae, subgénero *Quercus*). *Acta Bot. Mex.* 42: 25-33.
- Spellenberg, R. and J. R. Bacon. 1996. Taxonomy and distribution of a natural group of black oaks of Mexico (*Quercus*, section Lobatae, subsection Racemiflorae). *Syst. Bot.* 21: 85-99.
- Stockey, R. A. and B. J. Frevel. 1997. Cuticle micromorphology of *Prumnopitys philippi* (Podocarpaceae). *Int. J. Plant Sci.* 158: 198-221.
- Theobald, W. L., J. L. Krahulik and R. C. Rollins. 1979. Trichome description and classification. In: Metcalfe, C. R. y L. Chalk (eds.). *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press. Oxford, UK. pp. 40-53.
- Tovar-Sánchez, E. and K. Oyama. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Q. crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence. *Am. J. Bot.* 91: 1352-1363.
- Tucker, J. M. 1974. Patterns of parallel evolution of leaf form in New World oaks. *Taxon* 23: 129-154.
- Valencia, S. 1994. Contribución a la delimitación taxonómica de tres especies del género *Quercus* subgénero *Erythrobalanus*: *Q. laurina* Humboldt et Bonpland, *Q. affinis* Scheidweiler y *Q. ghiesbreghtii* Martens et Galeotti. Master Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 174 pp.
- Valencia, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 75: 33-53.
- Valencia, S. and A. Delgado. 2003. Los tricomas foliares en la caracterización de un grupo de especies del género *Quercus*, sección Lobatae (Fagaceae). *An. Inst. Biol., Ser. Bot.* 74: 5-15.
- Vázquez, M. L., S. Valencia and K. C. Nixon. 2004. Notes on red oaks (*Quercus* sect. Lobatae) in eastern Mexico, with description of a new species, *Quercus hirtifolia*. *Brittonia* 56: 136-142.

Recibido en agosto de 2012.

Aceptado en febrero de 2013.

ALGAS MARINAS BENTÓNICAS DEL LITORAL DE CAMPECHE, MÉXICO

LUZ ELENA MATEO-CID^{1,3}, A. CATALINA MENDOZA-GONZÁLEZ¹,
ALEJANDRINA G. ÁVILA-ORTIZ² Y SERGIO DÍAZ MARTÍNEZ²

¹ Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas,
Departamento de Botánica, Carpio y Plan de Ayala,
Colonia Santo Tomás, 11340 México, D.F., México.

² Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores
Zaragoza, Herbario FEZA, Batalla 5 de Mayo y Fuerte de Loreto,
Colonia Ejército de Oriente, 09230 México, D.F., México.

³ Autor para la correspondencia: lmateoc@ipn.mx

RESUMEN

Se presentan los resultados obtenidos en un estudio sobre las algas marinas bentónicas en ocho localidades del litoral de Campeche, México. Se determinó la presencia de 211 taxones de algas marinas, siendo el grupo Rhodophyta el más diverso con 102 taxones, sigue en importancia Chlorophyta con 66 especies, seis variedades y cuatro formas, Heterokontophyta con 19 especies y por último Cyanobacteria con 14. La lista florística se acompaña de datos sobre presencia, estacionalidad, reproducción, nivel de marea y referencias. De los 211 taxones, 30 son nuevos registros para Campeche, y se cita por primera vez a *Centroceras micracanthum* y *Streblonema invisibile* para la costa occidental del Atlántico de México. Por otro lado, se compara la diversidad específica entre la estación climática de lluvias y la de secas durante 2003, 2004, 2006 y 2007. La ficoflora ubicada en Campeche es de afinidad tropical y la diversidad más grande fue encontrada durante la época seca.

Palabras clave: algas marinas, Campeche, distribución, diversidad, México, nuevos registros.

ABSTRACT

We present results of the study on benthic marine algae in eight localities from the coast of Campeche, Mexico. The results indicate the presence of 211 taxa of marine algae

with Rhodophyta having the greatest diversity with 102 taxa, followed by Chlorophyta with 66 taxa, six varieties and four forms, Heterokontophyta with 19 species and finally Cyanobacteria with 14. The floristic list is accompanied by data on presence, seasonality, reproduction, tidal level and references. Of the 211 taxa, 30 are new records for Campeche, with *Centroceras micracanthum* and *Streblonema invisibile* being new records for the occidental coast of the Atlantic of Mexico. Species diversity was compared between the rainy and the dry seasons during 2003, 2004, 2006 and 2007. The algal flora of the coast of Campeche is tropical and the greatest diversity was found during the dry season.

Key words: Campeche, distribution, diversity, Mexico, new records, seaweeds.

INTRODUCCIÓN

Las algas marinas bentónicas son un importante componente del ecosistema marino y de las zonas arrecifales de la Península de Yucatán, ya que son los productores, constructores de los arrecifes y formadores de sustrato. A pesar de la extensión del litoral mexicano del Golfo de México y la abundante literatura fitológica a que ha dado lugar, mencionada por Ortega et al. (2001), resalta lo reducido de las investigaciones en el litoral de Campeche. Entre los estudios realizados en esta región están los de Huerta-Múzquiz y Garza-Barrientos (1966) para la Laguna de Términos; Huerta-Múzquiz et al. (1987) para la Península de Yucatán, en el que se incluyen registros para el litoral de Campeche; Ortega (1995) registró 80 especies recolectadas entre 1964 y 1966 en 16 estaciones de la Laguna de Términos y tres en ambiente marino; y finalmente Callejas-Jiménez et al. (2005) reportaron 51 especies de algas marinas para el litoral continental del estado. En trabajos de naturaleza monográfica, Dreckmann y De Lara-Isassi (2000) citan a *Gracilaria caudata* de Isla Aguada, y Gurgel et al. (2003) describen a *Gracilariaopsis cata-luziana* para la Laguna de Términos. Asimismo, existen revisiones monográficas sobre las familias Udoteaceae y Sphacelariaceae, así como de la tribu Callithamniae (Mateo-Cid et al., 2003), donde se registran varias especies para Campeche (Mendoza-González et al., 2000, Aguilar-Rosas et al., 2001). En las investigaciones mencionadas anteriormente se encuentran citadas 218 especies de algas marinas para el litoral de Campeche. En este sentido, el presente artículo incorpora nuevos registros y una integración de la composición florística de las algas de la región, así como datos acerca de su variación estacional en las épocas de lluvias y secas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Según Carranza-Edwards et al. (1975), el litoral de Campeche pertenece a la cuarta unidad morfotectónica del Golfo de México y Mar Caribe, la que se caracteriza por presentar costas primarias de suspensión subaérea con ríos y presencia de deltas, costas primarias de deposición terrestre con numerosos cañones y sumideros, costas secundarias por deposición marina que originan playas e islas de barrera y costas secundarias por organismos marinos que favorecen la formación de arrecifes coralinos (Pica et al., 1991).

El clima del litoral de Campeche se distribuye de norte a sur desde el semi-seco muy cálido y cálido ($BS_1(h')w(i')$ y $BS_0(h')w''(x')$) hasta el cálido subhúmedo ($Aw_0(i')gw''$) y cálido húmedo (Am) (García, 1983). En el Golfo de México la temperatura está determinada por el influjo de la Corriente del Lazo, que transporta aguas superficiales, tiene forma de herradura y fluye en el sentido de las agujas del reloj, transfiriendo aguas cálidas subtropicales del Mar Caribe a través del Estrecho de Yucatán hacia el Golfo de México.

La capa superficial del agua de mar (hasta los 200 m de profundidad) presenta temperaturas fluctuantes. En los meses de invierno (diciembre, enero, febrero) se registran valores de 15 a 25 °C, debido a los frentes polares y nortes. Durante el verano (julio, agosto y septiembre) este factor se acentúa hasta alcanzar 28 °C. Tales variaciones se deben principalmente a la influencia de las corrientes de El Lazo y la del Caribe, ambas cálidas, y su alcance de intrusión por el canal de Yucatán oscila durante el año.

En el litoral de Campeche las mareas son diurnas. Las aguas típicas del Golfo de México tienen una salinidad de 36.5 psu, producto de la mezcla de los giros anticiclónicos con la masa de agua subtropical subsuperficial, que tiene una salinidad de 36.6 a una profundidad de 70 m (De la Lanza Espino y Gómez Rojas, 2004).

Trabajo de campo y gabinete

Este trabajo incluyó tres fases: la primera de ellas fue la recolección de material ficológico en ocho localidades del estado de Campeche durante 2003, 2004, 2006 y 2007, mediante cinco muestreos. Los ejemplares se obtuvieron en diferentes sustratos que requieren las algas marinas para su fijación y desarrollo, tales como rocas, guijarros, arena y praderas de pastos marinos, principalmente de *Thalassia testudinum* Banks ex König. Se realizaron dos muestreos en la estación climática de lluvias (octubre 2004, junio 2006) y tres en la de secas (diciembre 2003, noviembre 2006, abril 2007).

Las plantas fueron recolectadas a mano con ayuda de espátulas y navajas de campo en el nivel intermareal y solo en Isla Aguada en el submareal por medio de buceo libre hasta una profundidad de seis metros. Las recolectas se realizaron en segmentos de las playas de aproximadamente 500 m de extensión.

Localidades de muestreo. En el Cuadro 1 se indican los sitios de muestreo con coordenadas geográficas, la profundidad y la fecha de colecta. La ubicación se muestra en la Fig. 1. Las características de cada localidad son las siguientes:

1. Puerto Real: playa con pendiente suave y oleaje moderado, posee una zona rocosa siendo en su mayoría arenosa con praderas de pastos marinos.
2. Isla Aguada: localidad predominantemente arenosa, con oleaje moderado.
3. Sabancuy: playa arenosa con rocas y pequeñas escolleras.
4. 29 km al NE de Sabancuy: zona con planicies rocosas cubiertas por limo, y pequeños agregados de pastos marinos.
5. Punta Xen: extensa playa arenosa con prominentes agregados rocosos, en algunos puntos el sustrato es limoso y tiene escasas praderas de pastos marinos.
6. Champotón: playa de tipo areno-limoso con grandes extensiones de pastos marinos, además está fuertemente influenciada por actividades pesqueras y de turismo.
7. Playa Bonita: playa preponderantemente arenosa con agregados rocosos y praderas de pastos marinos.
8. Escolleras Ciudad de Campeche: se caracteriza por presentar playas arenosas, rocosas y escolleras con pequeñas praderas de *Thalassia testudinum*. El lugar también se encuentra influenciado por actividades de turismo, además de que presenta contaminación por descargas de desechos domésticos.

Las muestras se etiquetaron y se fijaron en una solución de formaldehído a 4% en agua de mar. El material fue incorporado a la sección ficológica del herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) y del herbario de la Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza (FEZA). Para la observación de las algas se utilizó un microscopio binocular Olympus CX31RBSF, realizándose cortes de los talos con navajas de doble filo para observar estructuras reproductivas y vegetativas. Para la descalcificación de los representantes de la familia Corallinaceae se utilizó HNO_3 0.6 M. La determinación del material ficológico se llevó a cabo utilizando las claves y descripciones referidas en los trabajos de Taylor (1960), Schneider y Searles (1991), Littler y Littler (2000), Dawes y Mathieson (2008), Cho et al. (2008) y Martín-Les-

Cuadro 1. Ubicación de las localidades de muestreo, profundidad y fechas de colecta

Localidad	Coordenadas	Profundidad de colecta	Fecha de colecta
1. Puerto Real	18° 46' 44.9" N 91° 31' 51.6" W	0-2 metros profundidad	octubre 2004, junio y noviembre 2006, abril 2007
2. Isla Aguada	18° 50' 44.7" N 91° 26' 9.3" W	0-6 metros profundidad	diciembre 2003, junio 2006, abril 2007
3. Sabancuy	18° 59' 35" N 91° 11' 08.3" W	0-1 metro profundidad	octubre 2004, junio y noviembre 2006, abril 2007
4. 29 km al NE de Sabancuy	19° 07' 50" N 90° 58' 35.6" W	0-3 metros profundidad	octubre 2004, junio y noviembre 2006, abril 2007
5. Punta Xen	19° 10' 50" N 90° 54' 9.6" W	0-1 metro profundidad	octubre 2003, abril 2004, junio y noviembre 2006
6. Champotón	19° 20' 55" N 90° 43' 48" W	0-2 metros profundidad	diciembre 2003, octubre 2004, junio y noviembre 2006, abril 2007
7. Playa Bonita	19° 47' 44.3" N 90° 37' 3.8" W	0-2 metros profundidad	octubre 2004, junio y noviembre 2006, abril 2007
8. Escolleras Ciudad de Campeche	19° 51' 49.9" N 90° 31' 39.4" W	0-2 metros profundidad	octubre 2004, junio y noviembre 2006, abril 2007

canne et al. (2010). La secuencia de la lista florística sigue el orden propuesto por Anagnostidis y Komárek (1988) para Cyanobacteria y el de Wynne (2011) y Guiry y Guiry (2011) para Rhodophyta, Heterokontophyta y Chlorophyta.

La segunda fase consistió en la revisión de los herbarios ENCB y FEZA, donde se obtuvo la información relativa a las especies recolectadas previamente por otros investigadores; también se corrigieron las determinaciones de algunos ejemplares y por último se realizó una revisión bibliográfica de los estudios llevados a cabo en la región litoral de Campeche desde 1958 hasta 2009, con el fin de obtener los registros de algas marinas previamente citados para el litoral del estado y con ello compararlo con los datos obtenidos en el presente estudio. Con la información obtenida se elaboró

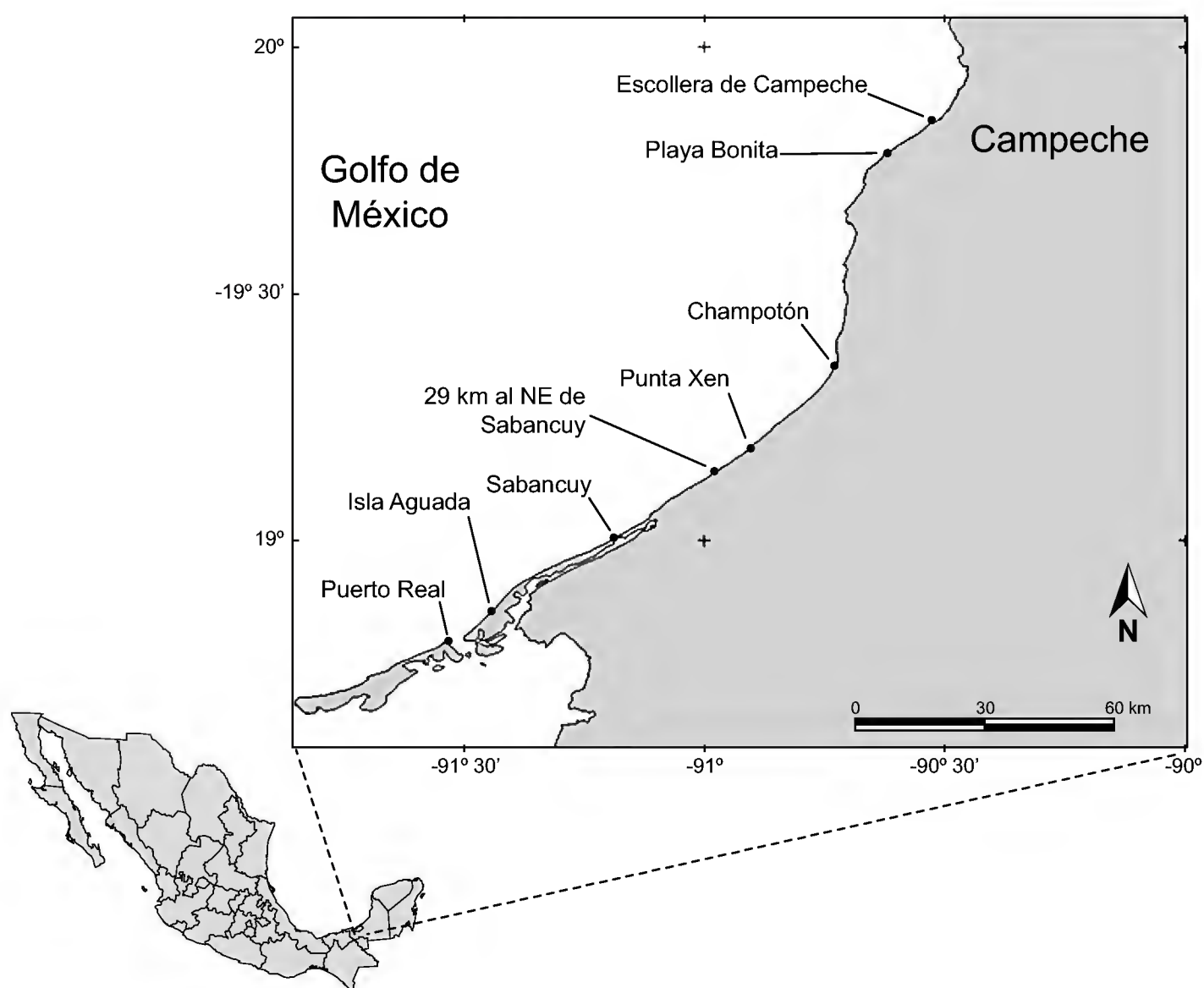


Fig. 1. Ubicación del área de estudio y de las localidades de muestreo.

una lista de especies de algas marinas de la región de Campeche, en la que las familias, géneros y especies están ordenadas alfabéticamente. Para estas últimas se indican datos de distribución en el área de estudio, estado reproductivo, nivel de marea, el modo, hábitat, epifitismo y referencias del origen de registro. La actualización nomenclatural se realizó con el esquema propuesto por Wynne (2011) y Guiry y Guiry (2011).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Florística.

De los 211 taxones registrados en este trabajo, destaca la división Rhodophyta con 102 (100 recolectadas por los autores y dos depositadas en el herbario ENCB),

seguida de Chlorophyta con 66 especies, seis variedades y cuatro formas (68 recolectadas por los autores y nueve depositadas en ENCB), Heterokontophyta con 19 especies (15 recolectadas por los autores y cuatro depositadas en ENCB) y Cyanobacteria con 14. El porcentaje para cada grupo de algas es el siguiente: Cyanobacteria 6.6%, Rhodophyta 48.3%, Heterokontophyta (Phaeophyceae) 9% y Chlorophyta 36%. En la estación climática de lluvias se presentaron 140 especies y en la de secas 153 (Fig. 2). En la figura 3 se observa el número de taxones por localidad, las barras muestran el número de especies ubicadas por división y por localidad.

Como se observa en el Anexo 2, la mayor riqueza específica se encontró en la época de secas, pues las algas anuales dominan en tal periodo. Este comportamiento de la ficoflora es contrario a lo registrado en los trabajos realizados anteriormente en esta región (Ortega, 1995; Ortega et al., 2001; Callejas-Jiménez et al., 2005), en los que se menciona que es más alta en la época de lluvias.

El grupo con mayor número de especies es el de Rhodophyta, dentro del mismo las familias más diversas son: Rhodomelaceae con 28, Ceramiaceae con 11, Gracilariaceae con 10 y Corallinaceae con nueve. Por lo que respecta a Heterokontophyta (Clase Phaeophyceae), el grupo más numeroso es Dictyotaceae con 14 especies; mientras que en Chlorophyta las más importantes son Caulerpaceae con 18,

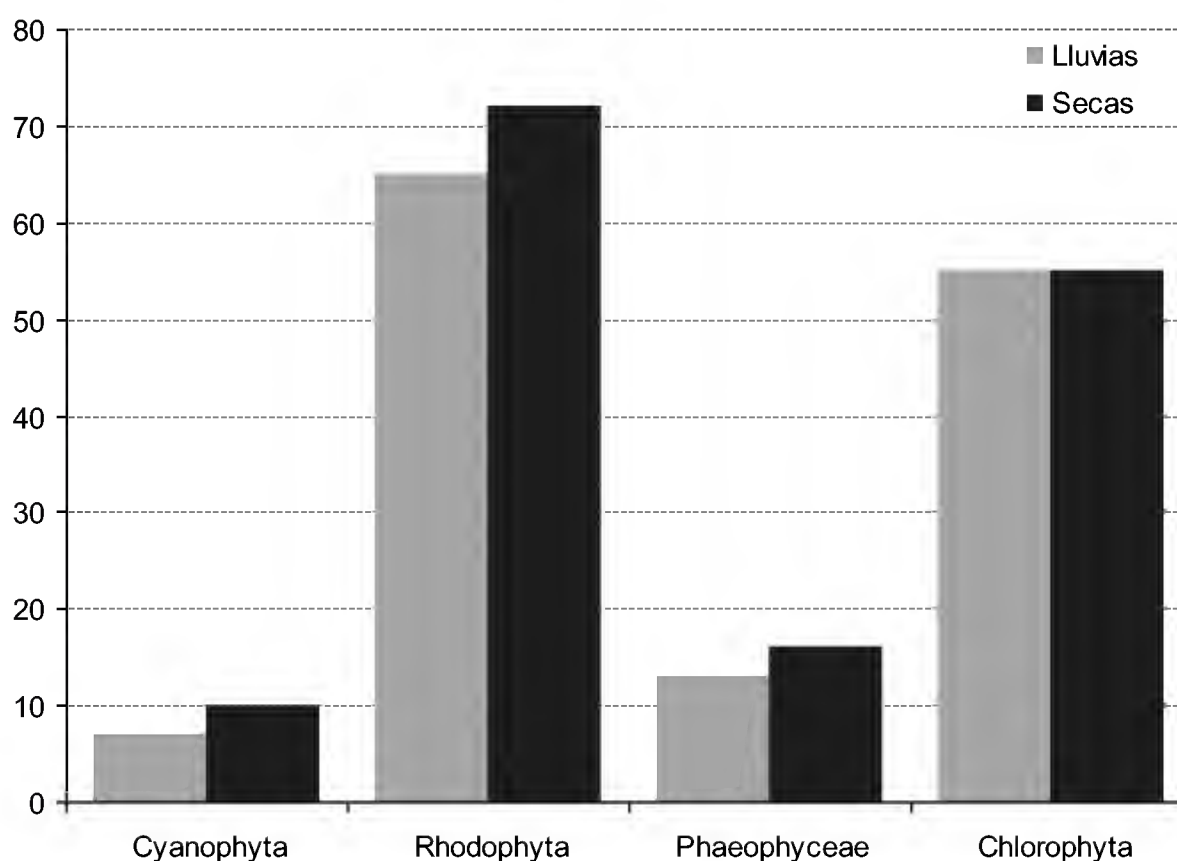


Fig. 2. Total de especies por estación climática.

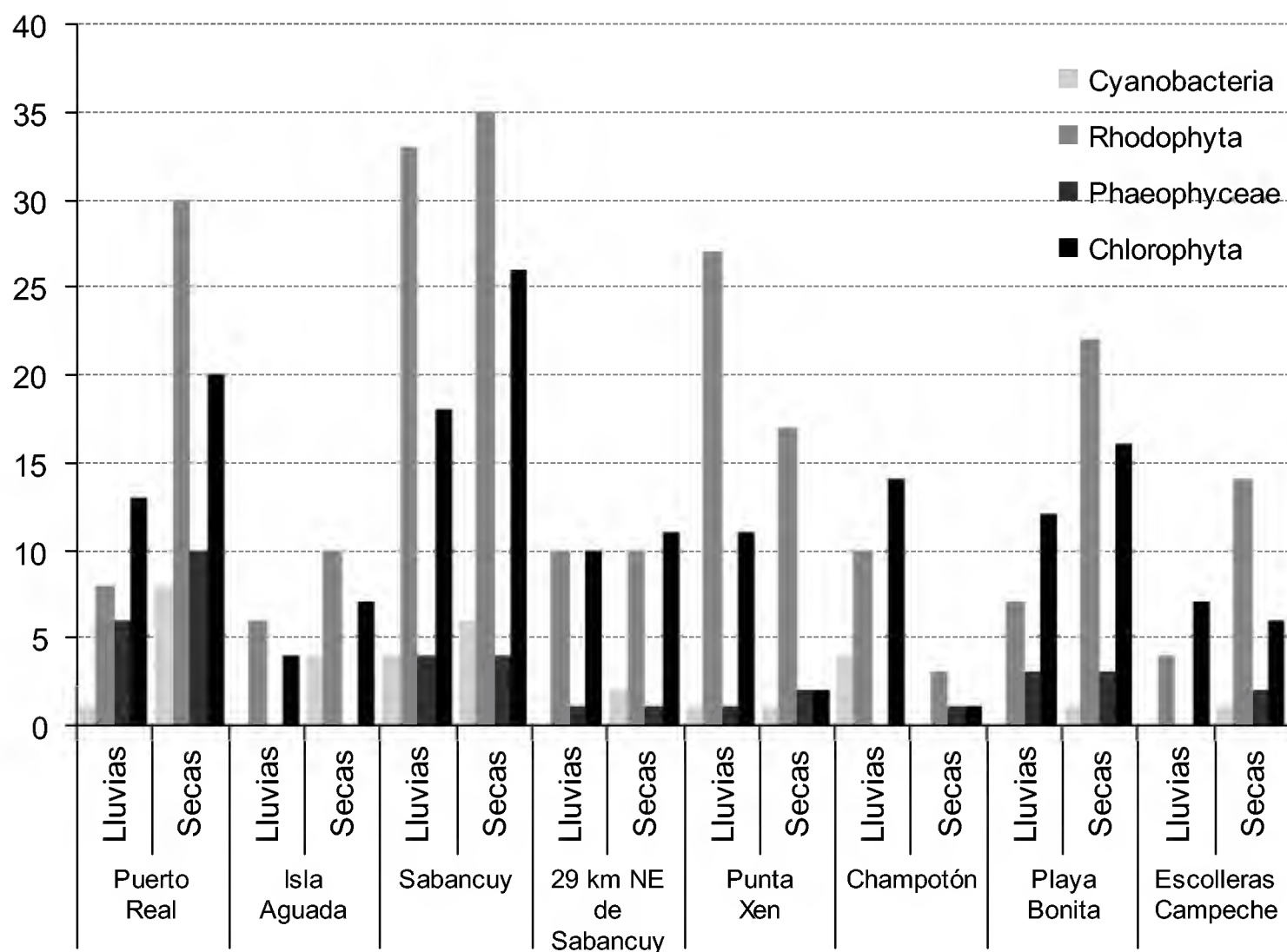


Fig. 3. Total de especies por localidad y por estación climática.

Cladophoraceae con 16 y Udoteaceae con 14. Estas familias en conjunto incluyen 56.9% del total de la diversidad florística registrada.

La localidad con mayor riqueza corresponde a Sabancuy con 109 especies, seguida por Puerto Real con 86, Playa Bonita con 59 y Punta Xen con 57. Por otro lado, de los 211 taxones enlistados, 30 son nuevos registros para Campeche, mientras que *Centroceras micracanthum* y *Streblonema invisibile* lo son para la costa occidental del Atlántico de México (ver Anexo 2). Asimismo, en el Anexo 1 se indican 64 especies conocidas previamente para el litoral de Campeche y que no fueron ubicadas en el presente estudio. Esta circunstancia puede obedecer a varios factores, entre ellos el hecho de que la población humana se ha incrementado notablemente en la zona litoral del estado, además de la construcción de muelles y marinas, que modifican la fisiografía de las playas. Es probable también que algunas especies hayan sido excluidas por el tipo y número de muestreos realizados. En conclusión, y considerando el presente estudio y los trabajos

hechos previamente en la región, hay un total de 275 taxones conocidos hasta hoy para la zona litoral de Campeche.

Sustrato.

Los miembros de las familias Corallinaceae, Rhodomelaceae, Dictyotaceae y Cladophoraceae se localizaron en facies rocosas expuestas, hábitat frecuente en la zona de estudio. Por lo que respecta a Ceramiaceae sus representantes son epifitas y se ubicaron en numerosos hospederos como algas o pastos marinos. En contraste, las Chlorophyta se desarrollan principalmente como psamófilas; el ambiente arenoso está bien representado en nuestras localidades y la mayoría de las Chlorophyta habitan en este sustrato. Tales resultados concuerdan con los obtenidos por Mateo-Cid y Mendoza-González (2007) y Ortegón-Aznar et al. (2001, 2009).

Biogeografía.

Para el estudio de la ficogeografía descriptiva, Feldmann (1937) propuso el índice R/P (número de especies de Rhodophyta entre número de especies de Phaeophyta) útil para clasificar la flora de una región determinada en función del gradiente latitudinal. Así, un valor de la relación $R/P > 4$ se suele encontrar en regiones tropicales, mientras que $R/P < 2$ corresponde con la ficoflora de regiones templado-frías. Cheney (1977) incluyó a las Chlorophyta (C) en un índice análogo al comentado anteriormente $(R+C)/P$, y comprobó que valores de la relación $(R+C)/P > 6$ se obtienen en floras tropicales, en tanto que las de mares templados-fríos tienen índices < 3 .

Los resultados del presente estudio fueron analizados con los índices de Feldmann y Cheney y se compararon con lo encontrado por Mateo-Cid y Mendoza-González (2007) para Isla Cozumel; Mendoza-González et al. (2007) de Isla Mujeres, Dreckmann et al. (1996) para Puerto Morelos y de Huerta-Múzquiz et al. (1987), Ortegón-Aznar et al. (2001, 2009) y Sánchez-Molina et al. (2007) para el litoral de Yucatán. En el Cuadro 2 se muestran los datos obtenidos de los índices de Feldmann y Cheney aplicados a las cuatro regiones mencionadas; la ficoflora de la zona de estudio es similar a la propia del litoral del estado de Yucatán y con un valor cercano al obtenido para la isla de Cozumel e isla Mujeres, localidades netamente caribeñas. Los índices utilizados nos permiten establecer que las algas marinas del litoral de Campeche tienen una predominante distribución tropical y que de acuerdo con ello se registró la presencia de *Hypnea musciformis*, *Halymenia floresii*, *Jania adhaerens*, *Gracilaria mammillaris*, *Gracilariopsis andersonii*, *Dictyota menstrualis*, *Sargassum filipendula*, *Padina gymnospora*, *Chaetomorpha antennina*, *Codium isthmocladum* y *Ulva lactuca*, entre otros.

Cuadro 2. Índices de Feldmann y Cheney para algunos ambientes marinos del litoral del Golfo de México y Caribe mexicano.

Localidad/estado	Índice Feldmann (R/P)	Índice de Cheney (R+C)/P
Isla Mujeres, Quintana Roo	4.50	7.15
Isla Cozumel, Quintana Roo	4.40	7.04
Puerto Morelos, Quintana Roo	3.40	5.60
Litoral del estado de Yucatán	6.00	9.00
Litoral de Campeche (este estudio)	5.37	9.30

Reproducción.

La fase reproductiva que se encontró con mayor frecuencia en este estudio fue la tetraspórica, la que superó tanto a las algas encontradas con fase gamética como a las que se observaron con células de resistencia (heterocistos, gonidangios, acinetos). Estos datos nos permiten considerar que esta generación tiene una supervivencia más larga con respecto a la gametofítica, y a otros mecanismos de reproducción como la propagación vegetativa o la apomeiosis (Ardito y Gómez, 2005). De los 211 taxones ubicados en este estudio, 82% presentaron estructuras reproductoras, siendo las algas Rhodophyta el grupo dominante, pues 89% de sus representantes se encontró en etapa fértil y sólo 11% se halló en estado vegetativo. La más común en Rhodophyta fue la tetraspórica. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Mateo-Cid y Mendoza-González (1991, 2007), Mendoza-González y Mateo-Cid (1992) y Lucio y Nunes (2002); además, estos últimos autores mencionan que la dominancia de una fase reproductiva puede estar influenciada por cambios temporales de factores ambientales locales. Con respecto a las especies de Cyanobacteria, éstas presentan exclusivamente estructuras asexuales y sólo 35.7% se encontró en alguna fase de este tipo.

En cuanto a Heterokontophyta, 95% de sus representantes se encontró en reproducción. En este grupo, en *Streblonema invisibile* y *Hincksia rallsiae*, se observaron estructuras pluriloculares tanto en la época de lluvias como en la de secas. En el caso de las especies de los géneros *Padina* y *Dictyota* se ubicaron esporangios, mientras que en el de las de *Sargassum* se observaron oogonios y anteridios. En contraste, en Chlorophyta solo 13.4% de los taxones presentó algún estado reproductivo, tal circunstancia puede deberse a que estas algas se encontraban en estadios juveniles y a que las fases sexuales de estos organismos tienen un periodo corto de vida (Santelices, 1977; Littler et al., 1983).

Especies epifitas.

En conjunto se localizaron 53 especies epifitas (ver Anexo 2), de ellas, 11 corresponden a Cyanobacteria, 36 a Rhodophyta, dos a Phaeophyceae y cuatro a Chlorophyta. El mayor número de epifitas se obtuvo en la estación climática de secas con 45, observándose la mayor cantidad de especies de Cyanobacteria, así como de las familias Rhodomelaceae y Ceramiaceae, las cuales cubren a otras algas hasta casi 90% de su superficie. Esto concuerda con lo observado en algunas algas pardas y fanerógamas marinas, en las que el nivel de epifitismo es mayor cuando es más grande la superficie y biomasa de estos organismos. Tal condición también se atribuye a la disminución de sustancias de defensa contra las epifitas a medida que el hospedero se vuelve senescente (Ortuño-Aguirre y Riosmena-Rodríguez, 2007). Por lo que respecta a la época de lluvias, sólo se ubicaron 27 especies, lo que puede atribuirse a que las poblaciones de macroalgas bentónicas se encuentran en crecimiento y produciendo sustancias bioactivas, por lo que ofrecen menos superficie susceptible de ser colonizada (Mateo-Cid y Mendoza-González, 1991; Ortuño-Aguirre y Riosmena-Rodríguez, 2007; Menezes de Széchy y Faria de Sá, 2008).

La mayoría de las epifitas se encontraron creciendo frecuentemente sobre algas perennes como *Padina* spp., *Sargassum filipendula* y *Digenea simplex*; en este contexto se ha sugerido que la longevidad del huésped debe ser lo suficientemente larga para permitir a estos organismos completar su ciclo vital y que ésta podría ser una razón probable de la ausencia de epifitas en las algas anuales y efímeras (Santelices, 1977). Por otra parte, las hojas laminares del pasto marino *Thalassia testudinum* proporcionan un sustrato firme para el establecimiento de una gran diversidad de epibiontes (Barrios y Díaz, 2005). En este estudio se ubicaron 15 especies creciendo sobre *Thalassia*, siendo en su mayoría algas filamentosas de los géneros *Ceramium* y *Polysiphonia*, además de coralinas incrustantes como *Hydrolithon farinosum* y *Lithophyllum pustulatum*.

CONCLUSIONES

El análisis y la integración de los estudios previos y los resultados obtenidos en el presente estudio, nos permiten visualizar la importancia de realizar inventarios ficoflorísticos en regiones del litoral mexicano poco trabajadas. Además, este tipo de investigaciones nos permite conocer de manera fidedigna la biodiversidad de algas marinas presentes en nuestro país. Es importante resaltar que a partir de los

resultados obtenidos en el presente estudio, se sugiere realizar monitoreos a mediano y largo plazo de las poblaciones de algas marinas como una estrategia que nos permita determinar las posibles variaciones de la ficoflora, ya sea por condiciones climáticas naturales tales como huracanes o períodos de lluvias intensos, así como por las actividades de turismo, pesquerías y aumento de la población humana en las zonas costeras.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional (SIP-20121102 y SIP-20130481) y al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) claves IN-211505 e IN-222910, de la Universidad Nacional Autónoma de México, por facilitar el apoyo económico, las instalaciones y equipo necesario para el desarrollo de este estudio. La primera y segunda autora agradecen la beca otorgada por la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas (COFAA). A Deisy Jazmín García López, Ulises Sandoval Rauda y Julio A. Acosta Calderón por el apoyo logístico. A los revisores anónimos que con sus comentarios y sugerencias mejoraron notablemente este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Rosas, L. E., J. Espinoza-Ávalos y R. Aguilar-Rosas. 2001. Distribución de las especies de la familia Udoteaceae (Bryopsidales, Chlorophyta) de la península de Yucatán, México. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol. Méx.* 47(1): 99-108.
- Anagnostidis, K. y J. Komárek. 1988. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 3. Oscillatoriales. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 80: 327-472.
- Ardito, S. y S. Gómez. 2005. Patrón fenológico de una población de *Gelidium serrulatum* J. Agardh (Rhodophyta, Gelidiales) en la localidad de Taguao, Estado Vargas, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 28(1): 101-111.
- Barrios, J. y O. Díaz. 2005. Algas epifitas de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 39(1): 1-14.
- Callejas-Jiménez, M. E., A. Senties y K. M. Dreckmann. 2005. Macroalgas de Puerto Real, Faro Santa Rosalía y Playa Preciosa, Campeche, México, con algunas consideraciones florísticas y ecológicas para el estado. *Hidrobiológica* 15(1): 89-96.
- Carranza-Edwards, A., M. Gutiérrez-Estrada y R. Rodríguez Torres. 1975. Unidades morfotectónicas continentales de las costas mexicanas. *An. Centro Cienc. Mar Limnol.* 2(1): 81-88.

- Cheney, D. P. 1977. A new improved ratio for comparing seaweed floras. *J. Phycol.* 13 (suppl.): 1-13.
- Cho, T. O., S. M. Boo, M. H. Hommersand, C. A. Maggs, L. McIvor y S. Fredericq. 2008. *Gayliella* gen. nov. in the tribe Ceramieae (Ceramiales, Rhodophyta) based on molecular and morphological evidence. *J. Phycol.* 44(3): 721-738.
- Dawes, C. J. y A. C. Mathieson. 2008. The seaweeds of Florida. University Press of Florida. Gainesville, USA. 591 pp.
- De la Lanza Espino, G. y J. C. Gómez Rojas. 2004. Características físicas y químicas del Golfo de México. In: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (comp.). Diagnóstico ambiental del Golfo de México. Vol. 1. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, AC. - Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies. México, D.F., México. pp. 105-136.
- Dreckmann, K. M., I. Stout y A. Senties. 1996. Lista actualizada de las algas marinas bentónicas de Puerto Morelos, Quintana Roo, Caribe mexicano. *Polibotánica* 3: 1-17.
- Dreckmann, K. M. y G. De Lara-Isassi. 2000. *Gracilaria caudata* J. Agardh (Gracilariaceae, Rhodophyta) en el Atlántico mexicano. *Hidrobiológica* 10(2): 125-130.
- Feldmann, J. 1937. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La Côte des Albères. *Rev. Algol.* 10: 1-339.
- García, E. 1983. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 246 pp.
- Guiry, M. D. y G. M. Guiry. 2011. Algaebase versión 4.2. World-wide electronic Publication. National University of Ireland. Galway, Ireland. <http://www.algaebase.org>.
- Gurgel, C. F. D., S. Fredericq y J. N. Norris. 2003. *Gracilariopsis silvana* sp. nov., *G. hommersandii* sp. nov., and *G. cata-luziana* sp. nov., three new species of Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) from the western Atlantic. *Hidrobiológica* 13: 57-68.
- Huerta-Múzquiz, L. y A. M. Garza-Barrientos. 1966. Algas marinas del litoral del estado de Campeche. *Ciencia (México)* 24(5,6): 193-200.
- Huerta-Múzquiz, L., A. C. Mendoza-González y L. E. Mateo-Cid. 1987. Avance de un estudio de las algas marinas de la península de Yucatán. *Phytologia* 62(1): 23-53.
- Littler, D. S. y M. M. Littler. 2000. Caribbean reef plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico. Offshore Graphics. Washington, USA. 542 pp.
- Littler, M. M., D. S. Littler y P. R. Taylor. 1983. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.* 19: 229-237.
- Lucio, A. M. y J. M. de C. Nunes. 2002. Aportación al conocimiento fenológico de las rodofíceas marinas de la playa del Guarajuba (Camaçari, Bahía) Brasil. *Bot. Complutensis* 26: 17-34.
- Martin-Lescanne, J., F. Rousseau, B. de Reviers, C. Payri, A. Couloux, C. Cruaud y L. Le Gall. 2010. Phylogenetic analyses of the *Laurencia* complex (Rhodomelaceae, Ceramiales) support recognition of five genera: *Chondrophycus*, *Laurencia*, *Osmundea*, *Palisada* and *Yuzurua* stat. nov. *Eur. J. Phycol.* 45(1): 51-61.

- Mateo-Cid, L. E y A. C. Mendoza-González. 1991. Algas marinas bénticas de la isla Cozumel, Quintana Roo, México. *Acta Bot. Mex.* 16: 57-87.
- Mateo-Cid, L. E y A. C. Mendoza-González. 2007. Flora ficológica: Diversidad, importancia económica y conservación. In: Mejía-Ortiz, L. M. (ed.). Biodiversidad acuática de la isla de Cozumel. Universidad de Quintana Roo - Plaza y Valdés. México D.F., México. 420 pp.
- Mateo-Cid, L. E., A. C. Mendoza-González y R. B. Searles. 2003. La tribu Callithamniae (Ceramiaceae, Rhodophyta) en la costa del Atlántico de México. *Hidrobiológica* 13(1): 39-50.
- Mendoza-González, A. C. y L. E. Mateo-Cid. 1992. Algas marinas bentónicas de Isla Mujeres, Quintana Roo, México. *Acta Bot. Mex.* 19: 37-61.
- Mendoza-González, A. C., L. E. Mateo-Cid, R. Aguilar-Rosas y L. E. Aguilar-Rosas. 2000. La familia Sphacelariaceae (Sphacelariales, Phaeophyta) en las costas de México. *Polibotánica* 11: 21-48.
- Mendoza-González, A. C., L. E. Mateo-Cid y R. B. Searles. 2007. Yucatán seaweeds from the offshore waters of Isla Mujeres, Quintana Roo, México. *Bot. Mar.* 50: 280-287.
- Menezes de Széchy, M. T. y D. A. Faria de Sá. 2008. Variacão sazonal do epifitismo por macroalgas em uma população de *Sargassum vulgare* C. Agardh (Phaeophyceae, Fucales) da Bahia da Ilha Grande, Rio de Janeiro. *Oecol. Bras.* 12(2): 299-314.
- Ortega, M. M. 1995. Observaciones del fitobentos de la laguna de Términos, Campeche, México. *An. Inst. Biol. UNAM. Ser. Bot.* 66: 1-36.
- Ortega, M. M., J. L. Godínez y G. Garduño Solórzano. 2001. Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. Comisión Nacional para el Estudio de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 594 pp.
- Ortegón-Aznar, I., J. González-González y A. Senties. 2001. Estudio ficoflorístico de la laguna de Río Lagartos, Yucatán, México. *Hidrobiológica* 11(2): 97-104.
- Ortegón-Aznar, I., I. Sánchez-Molina y R. A. Casanova-Cetz. 2009. The distribution of marine algae in a coastal lagoon, northern Yucatan Peninsula, Mexico. *Neotrop. Biol. Conserv.* 4(2): 99-105.
- Ortuño-Aguirre, C. y R. Riosmena-Rodríguez. 2007. Dinámica en el epifitismo de *Padina concrets* (Dictyotales, Phaeophyta) en el sureste de la Península de Baja California, México. *Cienc. Mar.* 33(3): 311-317.
- Pica, Y. G., G. Ponce y M. E. Barrón. 1991. Golfo de México y Mar Caribe. In: De la Lanza, G. (ed.). Oceanografía de mares mexicanos. AGT Editor. México, D.F., México. 580 pp.
- Sánchez-Molina, I., J. González-Ceballos, C. Zetina-Morguel y R. Casanova-Cetz. 2007. Análisis de la biodiversidad de algas marinas situadas entre Uaymitún y Chuburná, Yucatán. *Ingeniería* 11(1): 43-51.
- Santelices, B. 1977. Ecología de las algas marinas bentónicas. Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile, Chile. 384 pp.
- Schneider, C. W. y R. B. Searles. 1991. Seaweeds of the southeastern United States. Cape Hatteras to Cape Cañaveral. Duke University Press. Durham, USA. 563 pp.

- Taylor, W. R. 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the America. University of Michigan Press. Ann Arbor, USA. 870 pp.
- Wynne, M. J. 2011. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: third revision. *Nova Hedwigia Beih.* 140(1-6): 7-66.

Recibido en marzo de 2011.

Aceptado en febrero de 2013.

ANEXO 1. LISTA DE ESPECIES NO UBICADAS EN ESTE ESTUDIO

Referencias bibliográficas: C1 - Huerta y Garza-Barrientos (1966); C2 - Huerta-Múzquiz et al. (1987); C3 - Ortega (1995); C4 - Callejas-Jiménez et al. (2005)

División/Especie	Referencia
Cyanobacteria	
Clase Cyanophyceae	
Orden Oscillatoriales	
Oscillatoriaceae	
1. <i>Lyngbya aestuarii</i> (Mertens) Liebmann ex Gomont	C3
Rivulariaceae	
2. <i>Calothrix longifila</i> W.R. Taylor	C3
Clase Compsopogonophyceae	
Orden Erythropeltidales	
Erythrotrichiaceae	
3. <i>Erythrocladia irregularis</i> Rosenvinge	C3
Clase Florideophyceae	
Orden Acrochaetiales	
Acrochaetiaceae	
4. <i>Acrochaetium hypneae</i> (Børgesen) Børgesen	C3
Orden Corallinales	
Corallinaceae	
5. <i>Amphiroa vanbossea</i> Lemoine	C2
6. <i>Hydrolithon boreale</i> (Foslie) Y.M. Chamberlain	C3
7. <i>Jania pumila</i> J.V. Lamouroux	C4
Orden Ceramiales	
Callithamniaceae	
8. <i>Aglaothamnion cordatum</i> (Borgesen) Feldmann-Mazoyer	C1, C2
Ceramiaceae	
9. <i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) Montagne	C1, C2, C3, C4
10. <i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth	C3
11. <i>C. tenuissimum</i> (Lyngbye) J. Agardh	C1, C2
Delesseriaceae	
12. <i>Taenioma perpusillum</i> (J. Agardh) J. Agardh	C4
Rhodomelaceae	
13. <i>Bryocladia cuspidata</i> (J. Agardh) De Toni	C2, C4

Anexo 1. Continuación.

División/Especie	Referencia
14. <i>Chondria capillaris</i> Hudson	C4
15. <i>C. sedifolia</i> Harvey	C3
16. <i>C. tenuissima</i> (Withering) C. Agardh	C3
17. <i>Lophocladia trichoclados</i> (C. Agardh) J. Agardh	C3
18. <i>Polysiphonia foetidissima</i> Cocks ex Bornet	C2
19. <i>P. hapalacantha</i> Harvey	C2
20. <i>Yuzurua poiteau</i> var. <i>gemmifera</i> (Harvey) M.J. Wynne	C3
Orden Gelidiales	
Gelidiaceae	
21. <i>Gelidium americanum</i> (W.R. Taylor) Santelices	C2, C3
Orden Gigartinales	
Caulacanthaceae	
22. <i>Catenella caespitosa</i> (Whitening) L.M. Irvine	C2
Cystocloniaceae	
23. <i>Hypnea cornuta</i> (Kützinger) J. Agardh	C2
24. <i>H. valentiae</i> (Turner) Montagne	C3
Kallymeniaceae	
25. <i>Kallymenia limminghei</i> Montagne	C4
Phylloporaceae	
26. <i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J. Agardh	C1
27. <i>G. griffithsiae</i> (Turner) Martius	C1, C2
28. <i>G. tenuis</i> J. Agardh	C1, C2, C3
Solieriaceae	
29. <i>Agardhiella ramosissima</i> (Harvey) Kylin	C1, C2, C3
30. <i>Kappaphycus inermis</i> (F. Schmitz) Doty ex H.D. Nguyen et Q.N. Huynh	C3
Orden Gracilariales	
Gracilariaceae	
31. <i>Gracilaria armata</i> (C. Agardh) Greville	C2
32. <i>G. domingensis</i> (Kützinger) Sonder ex Dickie	C3
33. <i>G. foliifera</i> (Forsskål) Børgesen	C1, C2
34. <i>G. gracilis</i> (Stackhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine et W.F. Farnham	C1, C3
35. <i>G. venezuelensis</i> W.R. Taylor	C3
36. <i>Gracilariopsis lemaneiformis</i> (Bory de Saint-Vincent) E.Y. Dawson, Acleto et Foldvik	C3

Anexo 1. Continuación.

División/Especie	Referencia
37. <i>Hydropuntia caudata</i> (J. Agardh) Gurgel et Fredericq	C3
Orden Halymeniales	
Halymeniaceae	
38. <i>Grateloupia filicina</i> (J.V. Lamouroux) C. Agardh	C1
Orden Rhodymeniales	
Champiaceae	
39. <i>Lomentaria baileyana</i> (Harvey) Farlow	C2
Orden Nemastomatales	
Nemastomataceae	
40. <i>Nemastoma gelatinosum</i> M.A. Howe	C1
HETEROKONTOPHYTA	
Clase Phaeophyceae	
Orden Dictyotales	
Dictyotaceae	
41. <i>Dictyota crenulata</i> J. Agardh	C4
Orden Ectocarpales	
Acinetosporaceae	
42. <i>Feldmannia indica</i> (Sonder) Womersley et A. Bailey	C3
43. <i>Hincksia mitchelliae</i> (Harvey) P.C. Silva	C1, C3
Ectocarpaceae	
44. <i>Asterocladon rhodochortonoides</i> (Børgesen) Uwai, Nagasato, Motomura et Kogame	C3
Orden Scytosiphonales	
Scytosiphonaceae	
45. <i>Colpomenia sinuosa</i> (Mertens ex Roth) Derbès et Solier	C2
Orden Fucales	
Sargassaceae	
46. <i>Sargassum vulgare</i> C. Agardh	C4
47. <i>Turbinaria turbinata</i> (Linnaeus) Kuntze	C1, C2
CHLOROPHYTA	
Clase Ulvophyceae	
Orden Ulvales	
Kornmanniaceae	
48. <i>Blidingia minima</i> (Nägeli ex Kützinger) Kylin	C1

Anexo 1. Continuación.

División/Especie	Referencia
Ulvaceae	
49. <i>Ulva flexuosa</i> subsp. <i>paradoxa</i> (C. Agardh) M.J. Wynne	C2, C3
50. <i>U. prolifera</i> O.F. Müller	C1
Ulvellaceae	
51. <i>Acrochaete viridis</i> (Reinke) R. Nielsen	C3
52. <i>Entocladia ventriculosa</i> (Børgesen) W.R. Taylor	C3
Orden Cladophorales	
Cladophoraceae	
53. <i>Chaetomorpha gracilis</i> Kützinger	C1, C2
54. <i>C. minima</i> Collins et Hervey	C1
55. <i>Cladophora prolifera</i> (Roth) Kützinger	C4
Orden Bryopsidales	
Bryopsidaceae	
56. <i>Bryopsis ramulosa</i> Montagne	C3
Codiaceae	
57. <i>C. isthmocladum</i> subsp. <i>clavatum</i> (Collins et Hervey) P.C. Silva	C1
Caulerpaceae	
58. <i>Caulerpa cupressoides</i> var. <i>serrata</i> (Kützinger) Weber-van Bosse	C2
59. <i>C. cupressoides</i> var. <i>turneri</i> Weber-van Bosse	C1, C2
60. <i>C. mexicana</i> f. <i>pectinata</i> (Kützinger) W.R. Taylor	C3
61. <i>C. prolifera</i> f. <i>obovata</i> J. Agardh	C1, C2
62. <i>C. prolifera</i> f. <i>zosterifolia</i> Børgesen	C3
63. <i>Caulerpa sertularioides</i> f. <i>corymbosa</i> W.R. Taylor	C3
Udoteaceae	
64. <i>Udotea unistratea</i> D.S. Littler et M.M. Littler	C4

ANEXO 2. ALGAS MARINAS BENTÓNICAS DEL LITORAL DE CAMPECHE

Simbología

Localidades:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------------|
| 1 - Puerto Real | 5 - Punta Xen |
| 2 - Isla Aguada | 6 - Champotón |
| 3 - Sabancuy | 7 - Playa Bonita |
| 4 - 29 km al NE de Sabancuy | 8 - Escolleras Ciudad de Campeche |

Presencia:

- Ll - Lluvias (octubre 2004, junio 2006)
S - Secas (diciembre 2003, noviembre 2006, abril 2007)

Reproducción asexual:

- Esp - Esporangios
Go - Gonidangios
Ht - Heterocistos
Hm - Hormogonios
Mn - Monosporas
Plu - Plurangios
Sv - Segregación vegetativa
Te - Tetrasporangios
Ve - Vegetativo

Reproducción sexual:

- ♀ - Cistocarpos, oogonios
♂ - Gametangios
Gm - Gametos masculinos
Zg - Zigosporangios

Modo:

- Ex - Expuesto
P - Protegido

Habitat:

- | | |
|--------------------|-----------------------|
| Arl - Areno-limoso | par - Parásita |
| Ar - Arenoso | pm - Pasto marino |
| End - Endófito | Rm - Raíces de mangle |
| Epi - Epifito | R - Sustrato rocoso |

Epifita de:

Los números que se indican en esta columna corresponden a las algas o pasto marino (pm) sobre los que se localizaron las especies epifitas.

Observaciones:

Indica la fuente de origen de cada especie:

- A - Recolectada por los autores
B - Depositada en herbario ENCB
NRC - Nuevo registro para Campeche
NRM - Nuevo registro México

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epífita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
CYANOBACTERIA														
Clase Cyanophyceae														
Orden Oscillatoriales														
Oscillatoriaceae														
1. <i>Blennothrix lyngbyacea</i> (Kützing ex Gomont) Anagnostidis et Komárek														

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción	Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8					
Orden Chroococcales													
Microcystaceae													
9. <i>Microcystis zanardinii</i> (Hauck) P.C. Silva		S	S						Ve	P	Epi	148	A NRC
Dermocarpellaceae													
10. <i>Dermocarpa acervata</i> (Setchell et N.L. Gardner) Pham-Hoàng Hô	S	S	S	L	S					P	Epi	148, 156	A
11. <i>D. willei</i> (N.L. Gardner) P.C. Silva						L				P	Epi	152	A NRC
Xenococcaceae													
12. <i>Xenococcus gilkeyae</i> Setchell et N.L. Gardner			L						Go	P	Epi	148, 156	A NRC
13. <i>X. pyriformis</i> Setchell et N.L. Gardner	S	S							Ve	P	Epi	40, 106	A NRC
Entophysalidaceae													
14. <i>Entophysalis conferta</i> (Kützing) F.E. Drouet et W.A. Daily	S		S		S		S	S	Ve	P	Epi	61, 143, 146, 150	A
RHODOPHYTA													
Clase Stylonematophyceae													
Orden Stylonematales													
Stylonemataceae													
15. <i>Chroodactylon ornatum</i> (C. Agardh) Basson	S		S							P	Epi	156	A NRC
16. <i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) K.M. Drew	S		S	L					Ve	P	Epi	36, 80, 158	A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
Clase Compsopogonophyceae														
Orden Erythropeltidales														
Erythrotrichiaceae														
17. <i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	S		S	L					Ve	P	Epi	36, 80, 150	A	
18. <i>E. vexillaris</i> (Montagne) G. Hamel	S								Ve	P	Epi	pm	A	NRC
19. <i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenvinge) P. Kornmann	S		L	S					Ve	P	Epi	145, 150	A	
Clase Bangiophyceae														
Orden Bangiales														
Bangiaceae														
20. <i>Pyropia leucosticta</i> (Thuret) Neefus et J.Brodie				L					Zg	P	R		B	
Clase Florideophyceae														
Orden Colaconematales														
Colaconemataceae														
21. <i>Colaconema daviesii</i> (Dillwyn) Stegenga			L						Mn	P	Epi	158	A	NRC
22. <i>C. hallandicum</i> (Kyllin) Afonso- Carrillo, Sansón, Sagil et Díaz-Villa			L						Mn	P	Epi	158	A	
Orden Corallinales														
Hapalidiaceae														

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de Observaciones	
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas			pm	A
23. <i>Melobesia membranacea</i> (Esper) J.V. Lamouroux							S			Te	P	Epi	pm	A
Corallinaceae														
24. <i>Amphiroa fragilissima</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux				Ll			SLl			Te	P	Epi	pm	A
25. <i>A. rigida</i> J.V. Lamouroux				Ll						Ve	P	R		A
26. <i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V. Lamouroux) D. Penrose et Y.M. Chamberlain	S		SLl				S	S	Te	Te	P	Epi	pm	A
27. <i>Jania adhaerens</i> J.V. Lamouroux	S		S		S					Te ♂	P	Epi	109	A
28. <i>J. cubensis</i> Montagne ex Kützing			S	S	Ll				Ve	Ve	P	Epi	62	A
29. <i>J. rubens</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux	S								Te	Ve	Ex	R Epi	71	A
30. <i>Lithophyllum pustulatum</i> (J.V. Lamouroux) Foslie	S									Te ♂ ♀	P	Epi	pm	A NRC
31. <i>Pneophyllum fragile</i> Kützing					Ll					Te	P	Epi	pm	A
32. <i>Spongites yendoii</i> (Foslie) Y.M. Chamberlain					Ll				♂ ♀ Te		P	R		A
Orden Nemaliales														
Scinaiaceae														
33. <i>Scinaia complanata</i> (F.S. Collins) A.D. Cotton				Ll					♀		P	R		A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
Orden Bonnemaisoniales														
Bonnemaisoniaceae														
34. <i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan de Saint-Léon			S	L					Te	P	R			A
Orden Ceramiales														
Callithamniaceae														
35. <i>Aglaothamnion boergesenii</i> (Aponte et D.L. Ballantine) L'Hardy-Halos et Rueness	S								Te ♂ ♀	P	Epi	pm		A
36. <i>Callithamnion corymbosum</i> (Smith) Lyngbye	S								Te ♂ ♀	P	Epi	pm		A
Ceramiaceae														
37. <i>Callithamniella tingitana</i> (Schousboe ex Bornet) Feldmann- Mazoyer	S								Te	Ex	Epi	145		A
38. <i>Centroceras micracanthum</i> Kützing	S				L	L			Te	Ve	R			A NRM
39. <i>Ceramium brevizonatum</i> var. <i>caraibicum</i> H.E. Petersen et Børgesen	S		L						Te	P	Epi	158, 170		A
40. <i>C. corniculatum</i> Montagne		S	S		L	S		S	Te	P	R			A
41. <i>C. cruciatum</i> F.S. Collins et Hervey		S			S				Te	P	R			A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
42. <i>C. deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby			S		Ll	S			Te	Ve	P	R		A
43. <i>C. floridanum</i> J. Agardh					Ll					Te	P	R		A
44. <i>C. leutzelburgii</i> Schmidt					Ll				♂ ♀ Te		P	Epi	128	A
45. <i>C. nitens</i> (C. Agardh) J. Agardh							S		Te		Ex	Epi	71	A
46. <i>Gayliella flaccida</i> (Harvey ex Kützing) T.O. Cho et L.J. McIvor	S		S						Te		P	R Epi	125, 127, pm	A
47. <i>G. transversalis</i> (F.S. Collins et Hervey) T.O. Cho et Fredericq								S	Te		P	Epi	73, 125	A NRC
Spyridiaceae														
48. <i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harvey	Ll	Ll							Te		P	R		A
49. <i>S. hypnoides</i> (Bory de Saint-Vincent) Papenfuss			S						Ve		P	R		A NRC
Wrangeliaceae														
50. <i>Anotrichium tenue</i> (C. Agardh) Nägeli		S	S					S	Te		Ex	Epi	192, 195	A
51. <i>Wrangelia argus</i> (Montagne) Montagne	S Ll								Te		Ex	R		A
Delesseriaceae														
52. <i>Caloglossa leprieurii</i> (Montagne) G. Martens							S	Ll	Te		Ex	R		A
53. <i>Taenioma nanum</i> (Kützing) Papenfuss			S		S				Te		Ex	Epi	80	A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
Dasyaceae														
54. <i>Dasya caraibica</i> Borgesen			S	Ll					Ve	Te	P	R		A
55. <i>D. corymbifera</i> J. Agardh			S							Te	P	R		A
56. <i>D. ocellata</i> (Grateloup) Harvey			S							Ve	P	R		A
57. <i>D. rigidula</i> (Kützinger) Ardissonne	S									Te	P	R		A
58. <i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) J.M. Wynne	S		S Ll						Ve	Te	Ex	Epi	62, 70	A NRC
Rhodomelaceae														
59. <i>Acanthophora muscoides</i> (Linnaeus) Bory de Saint-Vincent					S					Te	Ex	R		A NRC
60. <i>A. spicifera</i> (M. Vahl) Børgesen	S		S Ll	S	S Ll	Ll			♀	Te	P	R		A
61. <i>Bostrychia radicans</i> (Montagne) Montagne					Ll				Te		P	R		A
62. <i>B. tenella</i> (J.V. Lamouroux) J. Agardh					Ll	S	S		Te	Ve	Ex	Epi	Rm	A
63. <i>Bryothamnion seaforthii</i> (Turner) Kützinger			Ll S	S Ll	S		S		Te	Te	P Ex	R		A
64 <i>B. triquetrum</i> (S.G. Gmelin) M.A. Howe							Ll		Ve		P	R		A NRC
65. <i>Chondria cnicophylla</i> (Melvill) De Toni				S						Te	P	R		A NRC
66. <i>C. collinsiana</i> M.A. Howe	S							S		♀ ♂ Te	P	Epi	pm	A NRC

División/Especie	LOCALIDADES										Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas					
67. <i>C. curvilineata</i> F.S. Collins et Hervey								S		Te	Ex	R			A
68. <i>C. dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh	S						Ll	Ll	Te	Te	Ex	R			A
69. <i>C. littoralis</i> Harvey				S	Ll	S			Te	Te	P	R			A
70. <i>C. polyrhiza</i> F.S. Collins et Hervey							S	S		Te	P	Epi	192, 195		A NRC
71. <i>Digenea simplex</i> (Wulfen) C. Agardh			Ll		Ll		S Ll		Te	Ve	P	R			A
72. <i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>tenella</i> (C. Agardh) M.J. Wynne			S Ll	Ll	Ll			S	Te	Te	P	Epi	54, 70, 77, 125		A
73. <i>Laurencia intricata</i> J.V. Lamouroux	Ll		S	Ll	S	Ll		S	Ve	Te	P	Epi	70		A
74. <i>L. microcladia</i> Kützinger		S	S				S			Te	P	R			A
75. <i>L. obtusa</i> (Hudson) J.V. Lamouroux	Ll	S		Ll	S				Ve	Ve	Ex	R			A
76. <i>Lophosiphonia cristata</i> Falkenberg			S Ll						Te	Te	Ex	R			A NRC
77. <i>L. obscura</i> (C. Agardh) Falkenberg	S		S Ll			S			Te	Te	P	R			A
78. <i>Murrayella pericladus</i> (C. Agardh) F. Schmitz			S Ll			S		S	Te	Te	Ex	R			A
79. <i>Neosiphonia howei</i> (Hollenberg) Skelton et G.R. South			S							Te	P	R			A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción			Modo	Hábitat	Epifita de		Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas	Te ♀	Ex	Epi	pm, 192	A	
80. <i>N. sphaerocarpa</i> (Børgesen) M.S. Kim et I.K. Lee	S						S	S		Te ♀		Ex	Epi	pm, 192		A
81. <i>Palisada corallopsis</i> (Montagne) Senties, Fujii et Díaz					S					Te		Ex	R			A
82. <i>P. perforata</i> (Bory de Saint-Vincent) K.W. Nam	S	S	L1	L1	S		S	S	Te	Te ♀		P	R			A
83. <i>Polysiphonia atlantica</i> Kapraun et J. N. Norris			L1	L1		L1			Te			P	R			A
84. <i>P. denudata</i> (Dillwyn) Greville ex Harvey					L1	L1			Te ♀ ♂			P	Epi	pm		A NRC
85. <i>P. subtilissima</i> Montagne			L1						Te			P	R			A
86. <i>Yuzurua poiteaui</i> (J.V. Lamouroux) Martin-Lescanne							S	L1	Te	Te		Ex	R			A NRC
Orden Gelidiales																
Gelidiaceae																
87. <i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon		S			S					Te		P	R			A
88. <i>G. pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis		S						S		Te		Ex	R			A
Gelidiellaceae																
89. <i>Gelidiella acerosa</i> (Forsskål) Feldmann et G. Hamel		S	S	S	S					Te		Ex	R			A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
90. <i>Parviphycus setaceus</i> (Feldmann) J. Afonso-Carrillo, M.Sanson, C.Sangil et T. Díaz-Villa				S						Te	Ex	R		B NRC
Pterocladiaceae														
91. <i>Pterocladiaella capillacea</i> (S.G.Gmelin) Santelices et Hommersand	Ll								Te		Ex	R		A
92. <i>P. sanctarum</i> (Feldmann et G. Hamel) Santelices					S			S		Ve	Ex	R Epi	192	A
93. <i>P. taylorii</i> (Joly) Santelices							S			Te	Ex	R		A
Orden Gigartinales														
Caulacanthaceae														
94. <i>Catenella impudica</i> (Montagne) J. Agardh						Ll			Te		P	R		A
Cystocloniaceae														
95. <i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) J. V. Lamouroux	S	S	S Ll	S	S Ll				♀ Te	♀	Ex	Epi R	60	A
96. <i>H. spinella</i> (C. Agardh) Kützing	S	S	S Ll	S	S		S Ll		Te	Te	Ex	R Epi	105	A
97. <i>Hypneocolax stellaris</i> Børgesen			Ll						Te ♀ ♂		P	par	95	A
Sebdeniaceae														
98. <i>Sebdenia flabellata</i> (J. Agardh) P.G. Parkinson			S							♀	P	R		A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
Solieriaceae														
99. <i>Agardhiella subulata</i> (C. Agardh) Kraft et M.J. Wynne			Ll		Ll	S			♀ Te	Te	P	R		A
100. <i>Eucheuma isiforme</i> (C. Agardh) J. Agardh	Ll		Ll						Te		P	R		A
101. <i>Meristotheca gelidium</i> (J. Agardh) E.J. Faye et M. Masuda	S	S	Ll						Ve	Te	Ex	R		A
102. <i>Solieria filiformis</i> (Kützing) P.W. Gabrielson	Ll	Ll							Te		P	R		A
Orden Gracilariales														
Gracilariaceae														
103. <i>Gracilaria blodgettii</i> Harvey	S	Ll	S						Te ♀	Te	P	R		A
104. <i>G. bursa-pastoris</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva		Ll		Ll					Te ♀		Ex	R		A
105. <i>G. cervicornis</i> (Turner) J. Agardh	Ll		S	Ll	S				♀ Te	Te	P	R		A
106. <i>G. cylindrica</i> Børgesen						Ll			Te ♀		P	R		A
107. <i>G. damaecornis</i> J. Agardh		Ll		Ll					♀		P	R		A
108. <i>G. debilis</i> (Forsskål) Børgesen	Ll	S	S Ll	S					♀ Te	Te	P	R		A
109. <i>G. mammillaris</i> (Montagne) M.A. Howe	S Ll	Ll	S Ll	S Ll					♀ Te	♀	P	R		A
110. <i>G. tikvahiae</i> McLachlan		Ll		Ll					Te ♀		Ex	R		A

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
111. <i>Gracilariopsis andersonii</i> (Grunow) E.Y. Dawson					Ll				♀		P	R		A
112. <i>Hydropuntia cornea</i> (J. Agardh) M.J. Wynne			Ll		Ll		S		Te	Te	P	R		A
Orden Halymeniales														
Halymeniaceae														
113. <i>Halymenia floresii</i> (Clemente) C. Agardh	Ll	Ll	Ll	Ll	Ll	Ll			Te ♀		Ex	R		A
Orden Rhodymeniales														
Champiaceae														
114. <i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey				Ll		Ll			Te		P	Epi	73, 104	A
Lomentariaceae														
115. <i>Ceratodictyon variabile</i> (Greville ex J. Agardh) R.E. Norris	S		Ll						Ve	Ve	P	R		A
Rhodymeniaceae														
116. <i>Botryocladia occidentalis</i> (Børgesen) Kylin					Ll				Te		P	R		A
HETEROKONTOPHYTA														
Clase Phaeophyceae														
Orden Dictyotales														
Dictyotaceae														
117. <i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kützinger) De Paula et De Clerck			Ll				Ll		Esp		Ex	R		A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
1118. <i>Dictyopteris delicatula</i> J. V. Lamouroux	S									Esp	Ex	R		A
1119. <i>Dictyota bartayresiana</i> J. V. Lamouroux	LI		SLI						Ve	Ve	P	R		A
120. <i>D. ciliolata</i> Kützing			SLI						Esp	Ve	P	R		B
121. <i>D. dichotoma</i> (Hudson) J. V. Lamouroux	SLI		SLI						Ve	Ve	P	R		A
122. <i>D. menstrualis</i> (Hoyt) Schnetter, Hörning et Weber-Peukert	LI			S		S			Esp	Esp	Ex	R		A
123. <i>D. pinnatifida</i> Kützing			LI				S		Esp	Esp	P	R		B
124. <i>D. pulchella</i> Hörnig et Schnetter	S									Esp	Ex	P		A
125. <i>Padina boergesenii</i> Allender et Kraft	SLI		SLI		LI		S	S	Esp	Esp	P	R		A
126. <i>P. gymnospora</i> (Kützing) Sonder	SLI		SLI		S		SLI		Esp	Esp	P	R		A
127. <i>P. pavonica</i> (Linnaeus) Thivy	S		SLI		S		S		Esp	Esp	Ex	R		A
128. <i>P. sanctae-crucis</i> Børgesen							SLI	S	Esp	Esp	P	R		A
129. <i>Spatoglossum schroederi</i> (C. Agardh) Kützing	S									Esp	Ex	R		B
130. <i>Stypodium zonale</i> (J.V. Lamouroux) Papenfuss				LI					Esp		Ex	R		A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción	Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8					
Orden Ectocarpales													
Acinetosporaceae													
131. <i>Hincksia rallsiae</i> (Vickers) P.C. Silva	S								Plu	P	Epi	pm	A NRC
Chordariaceae													
132. <i>Streblonema invisibile</i> Hoyt	Ll								Plu	P	End	126	A NRM
Ectocarpaceae													
133. <i>Kuetzingiella elachistaeformis</i> (Heydrich) M. Balakrishnan et Kinkar	S								Plu	Ex	Epi	146, pm	A
Orden Fucales													
Sargassaceae													
134. <i>Sargassum filipendula</i> C. Agardh			S Ll						♀	♂	Ex	R	A
135. <i>S. fluitans</i> (Børgesen) Børgesen	S								♀ ♂	Ex	R		B
CHLOROPHYTA													
Clase Ulvophyceae													
Orden Phaeophilales													
Phaeophilaceae													
136. <i>Phaeophila dendroides</i> (P.L. Crouan et H.M. Crouan) Batters	S	S					S		Ve	P	Epi	40, 109, 146	A
Ulvaceae													
137. <i>Ulva compressa</i> Linnaeus			S				Ll		Ve	P	R		A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción	Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8					
138. <i>U. flexuosa</i> Wulfen	S	S		S					Ve	Ex	R		A
139. <i>U. intestinalis</i> Linnaeus	Ll		S						Ve	Ex	R		B
140. <i>U. lactuca</i> Linnaeus	S		S						Ve	Ex	R		A
141. <i>U. linza</i> Linnaeus		S					Ll		Ve	Ex	R		A
142. <i>U. rigida</i> C. Agardh	SLl	S	SLl						Ve	Ex	R		A
Orden Siphonocladales													
Boodleaceae													
143. <i>Cladophoropsis membranacea</i> (Hofman Bang ex C. Agardh) Børgesen	Ll	S	SLl	Ll	Ll	Ll	Ll	S	Sv	P	R		A
Siphonocladaceae													
144. <i>Ernodesmis verticillata</i> (Kützinger) Børgesen	S								Sv	P	R		A
Orden Cladophorales													
Cladophoraceae													
145. <i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützinger	S		S			Ll			Ve	P	R, Epi	208	A
146. <i>C. antennina</i> (Bory) Kützinger	S								Ve	P	R		A
147. <i>C. linum</i> (O.F. Müller) Kützinger	S		S						Ve	Ex	R		A
148. <i>Cladophora albida</i> (Nees) Kützinger	S		S						Ve	P	R		A NRC
149. <i>C. catenata</i> (Linnaeus) Kützinger	Ll								Ve	Ex	R		B
150. <i>C. coelothrix</i> (Hudson) Kützinger	S		S						Ve	Ex	R		A

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
151. <i>C. fracta</i> (O.F. Müller ex Vahl) Kützing			Ll						Ve		Ex	R		B NRC
152. <i>C. laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing				Ll		Ll			Ve		Ex	R		A
153. <i>C. liebetruthii</i> Grunow							Ll		Ve		Ex	R		B
154. <i>C. liniformis</i> Kützing	S								Ve		Ex	R		A
155. <i>C. montagneana</i> Kützing	S Ll		S Ll						Ve	Ve	P	R		A
156. <i>C. sericea</i> (Hudson) Kützing	S									Ve	Ex	R		A NRC
157. <i>C. vadorum</i> (Areschough) Kützing				Ll		Ll			Ve		Ex	R		A
158. <i>C. vagabunda</i> (Linnaeus) van den Hoek			S Ll						Ve	Ve	P	R		A
159. <i>Rhizoclonium africanum</i> Kützing			S						Ve	Ve	P	R		A
160. <i>R. riparium</i> (Roth) Harvey	S								Ve	Ve	Ex	Epi	158	A
Orden Bryopsidales														
Bryopsidaceae														
161. <i>Bryopsis hypnoides</i> J.V. Lamouroux	S	Ll	S Ll						Ve	Ve	P	R Epi	174	A
162. <i>B. pennata</i> var. <i>leprieuri</i> (Kützing) Collins et Hervey		S	S Ll	S					Ve	Ve	Ex	R		A
163. <i>B. plumosa</i> (Hudson) C. Agardh			Ll						Sv					A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES										Reproducción			Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8			Lluvias	Secas					
164. <i>Trichosolen duchassaingii</i> (J. Agardh) W.R. Taylor	Ll	S	S	Ll	S						Sv	Ve	Ex	R			A
Codiaceae																	
165. <i>Codium isthmocladum</i> Vickers	Ll				Ll	Ll					Gm		Ex	R			A
166. <i>C. taylorii</i> P.C. Silva					S							Gm	P	R			A
Caulerpaceae																	
167. <i>Caulerpa ashmeadii</i> Harvey				Ll		Ll					Ve		P	Ar			A
168. <i>C. cupressoides</i> (H. West) C. Agardh					Ll		S				Ve	Ve	Ex	Ar			A
169. <i>C. cupressoides</i> var. <i>flabellata</i> Børgesen			Ll	Ll		Ll					Ve		P	Ar			A
170. <i>C. fastigiata</i> Montagne	S		S									Ve	P	Ar			A
171. <i>C. mexicana</i> Sonder ex Kützinger			Ll	S							Ve	Ve	P	Ar			A
172. <i>C. paspaloides</i> (Bory de Saint Vincent) Greville					Ll			Ll			Ve		Ex	Ar			A
173. <i>C. paspaloides</i> var. <i>laxa</i> Weber-van Bosse			S				Ll	Ll			Ve	Ve	P	Ar			B
174. <i>C. paspaloides</i> var. <i>wurdemannii</i> Weber-van Bosse			S	Ll							Ve	Ve	Ex	R			A
175. <i>C. peltata</i> J.V. Lamouroux	Ll										Ve		Ex	Ar			A
176. <i>C. prolifera</i> (Forsskål) J.V. Lamouroux			Ll	S	Ll		S				Ve	Ve	P	Ar			A

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
177. <i>C. racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh			S Ll					Ll	Ve	Ve	Ex	Ar		A
178. <i>C. racemosa</i> var. <i>macrophysa</i> (Kützinger) W.R. Taylor	Ll		Ll S				Ll	Ll	Ve	Ve	P	Ar		A
179. <i>C. racemosa</i> var. <i>occidentalis</i> (J. Agardh) Børgesen	S Ll								Ve	Ve	P	R		A
180. <i>C. sertularioides</i> (S. Gmelin) M.A. Howe	Ll		Ll	S				S	Ve	Ve	Ex	Ar		A
181. <i>Caulerpa sertularioides</i> f. <i>brevipes</i> (J. Agardh) Svedelius							S	Ll	Ve	Ve	P	Ar		A
182. <i>C. sertularioides</i> f. <i>longiseta</i> (Bory de Saint-Vincent) Svedelius		S	S						Ve		P	Ar		B
183. <i>C. verticillata</i> C. Agardh							Ll	Ll	Ve		Ex	Ar		A
184. <i>Caulerpella ambigua</i> (Okamura) Prud'homme van Reine et Lokhorst		Ll							Ve		P	Ar		A
Halimedaceae														
185. <i>Halimeda discoidea</i> Decaisne			S Ll		Ll				Ve		Ex	Ar		A
186. <i>H. gracilis</i> Harvey ex J. Agardh			S	S			S			Ve	P	Ar		A
187. <i>H. incrassata</i> (J. Ellis) J.V. Lamouroux	S	Ll	S	Ll	Ll	Ll	Ll	S	Ve		P	Ar		A
188. <i>H. monile</i> (J. Ellis et Solander) J.V. Lamouroux				S			S			Ve	Ex	Ar		A

Anexo 2. Continuación.

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
189. <i>H. opuntia</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux					Ll		S	S	Ve	Ve	P	Ar		A
190. <i>H. scabra</i> M.A. Howe			Ll						Ve		P	Ar		A
191. <i>H. tuna</i> (J. Ellis et Solander) J.V. Lamouroux			Ll		Ll		S		Ve	Ve	P	Ar		A
Udoteaceae														
192. <i>Avrainvillea longicaulis</i> (Kützinger) G. Murray et Boodle								S		Ve	P	Ar		A
193. <i>Penicillus capitatus</i> Lamarck				Ll		Ll	Ll		Ve		P	Ar		A
194. <i>P. capitatus</i> f. <i>laxus</i> Børgesen			S	Ll		Ll			Ve	Ve	P	Ar		A NRC
195. <i>P. dumetosus</i> (J.V. Lamouroux) Blainville	S	Ll	S		Ll			S	Ve	Ve	Ex	Ar		A
196. <i>P. lamourouxii</i> Decaisne	S			Ll		Ll			Ve	Ve	Ex	Ar		A
197. <i>P. pyriformis</i> A. Gepp et E. Gepp	Ll		Ll				S		Ve	Ve	Ex	Arl		A
198. <i>Rhipocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i> A. Gepp et E. Gepp					Ll				Ve		P	Ar		A
199. <i>Udotea conglutinata</i> (J. Ellis et Solander) J.V. Lamouroux							S			Ve	Ex	Ar		B
200. <i>U. cyathiformis</i> Decaisne							S Ll		Ve	Ve	P	Ar		A
201. <i>U. dixonii</i> D.S. Littler et M.M. Littler				Ll		Ll			Ve		P	Ar		A
202. <i>U. flabellum</i> (J. Ellis et Solander) M.A. Howe			Ll	S		Ll	S		Ve	Ve	P	Ar		A

División/Especie	LOCALIDADES								Reproducción		Modo	Hábitat	Epifita de	Observaciones
	1	2	3	4	5	6	7	8	Lluvias	Secas				
203. <i>U. looensis</i> D.S. Littler et M.M. Littler							Ll		Ve		P	Ar		B
204. <i>U. occidentalis</i> A. Gepp et E. Gepp			Ll	Ll		S	S		Ve	Ve	P	Ar		A
205. <i>U. spinulosa</i> M.A. Howe			Ll						Ve		P	Ar		A NRC
Orden Dasycladales														
Dasycladaceae														
206. <i>Batophora oerstedii</i> J. Agardh		Ll						S	Gm	Gm	P	R		A
207. <i>Neomeris annulata</i> Dickie	S						S			Gm	P	R		A
Polyphysaceae														
208. <i>Acetabularia crenulata</i> J.V. Lamouroux				Ll		Ll	S		Gm	Gm	P	R		A
209. <i>A. farlowii</i> Solms-Laubach			S	S						Gm	P	Ez		A
210. <i>A. schenckii</i> K. Möbius							Ll		Gm		P	Ez		B
Orden Ulotrichales														
Ulotrichaceae														
211. <i>Ulothrix flacca</i> (Dillwyn) Thuret			Ll								Ex	R		A

UNA ESPECIE NUEVA DE *ACIDOCROTON* SECCIÓN *OPHELLANTHA* (EUPHORBIACEAE) DE TABASCO, MÉXICO

ANA M. HANAN-ALIPÍ^{1,3} Y VÍCTOR W. STEINMANN²

¹Universidad Autónoma de Nayarit, Programa de Biología, Unidad Académica de Agricultura, km 9 carretera Tepic-Compostela, 63155 Tepic, Nayarit, México.

²Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Apdo. postal 386, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México.

³Autor para la correspondencia: hananalipi@yahoo.com.mx

RESUMEN

Se describe e ilustra a *Acidocroton madrigalensis*, una nueva especie del estado de Tabasco, México. Se conoce solamente de la Sierra El Madrigal y el Cerro La Campana, en donde es un componente abundante del estrato bajo en la selva alta perennifolia sobre afloramientos de roca caliza. Pertenece a la sección *Ophellantha* y se caracteriza por sus diminutas estípulas no espiniformes, hojas grandes y cortamente pecioladas y por tener flores estaminadas con 20 a 35 estambres. Se presenta un cuadro mostrando las diferencias principales entre *A. madrigalensis* y las otras dos especies del género conocidas de México, *A. spinosus* y *A. steyermarkii*.

Palabras clave: *Acidocroton*, Euphorbiaceae, México, sección *Ophellantha*, Tabasco.

ABSTRACT

The new species *Acidocroton madrigalensis* is described and illustrated from the state of Tabasco, Mexico. It is known only from the Sierra El Madrigal and the Cerro La Campana, where it is a frequent component of the under story of tropical rain forest, occurring on limestone outcrops. It belongs to section *Ophellantha* and is characterized by its diminutive, non-spinous stipules, large leaves that are shortly petiolate, and staminate flowers with 20 to 35 stamens. A table is presented that provides the principal differences among *A. madrigalensis* and the other two species of the genus present in Mexico, *A. spinosus* y *A. steyermarkii*.

Key words: *Acidocroton*, Euphorbiaceae, Mexico, section *Ophellantha*, Tabasco.

El bosque tropical perennifolio o selva alta perennifolia es el tipo de vegetación más exuberante que existe en la Tierra (Rzedowski, 1978). En el estado de Tabasco, al igual que en muchos otros lugares, esta vegetación ha sido fuertemente afectada por actividades humanas. De hecho, dentro de la entidad existen pocos sitios donde todavía permanece en forma relativamente bien conservada; uno de ellos es la Sierra El Madrigal en el municipio de Teapa, ubicado en el sur del estado. Durante una serie de exploraciones botánicas que se llevaron a cabo en esta sierra (Hanan, 1997; Pérez et al., 2005) se encontró una especie de *Acidocroton* Griseb., que fue detectada como nueva por primera vez por el Dr. Grady Webster (com. pers. 1997) y el propósito de este artículo es proponerla formalmente como:

Acidocroton madrigalensis A. Hanan & V.W. Steinm. sp. nov. Tipo: MÉXICO, Tabasco, municipio Teapa, Sierra El Madrigal, a 0.7 km al SE del edificio principal del Centro Regional Tropical Puyacatengo, 17°31'30.25" N, 92°55'26.28" W, 325 m, 07 abr 1993, A. Hanan y C. Collado 692 (holotipo MEXU; isotipos IEB, UJAT). Fig. 1.

Arbor usque ad 5 m alta, monoecia; latex translucens rubescens; stipulae inconspicuae, 0.4-0.7 mm longae; folia alterna, petioli breves, laminae foliorum ellipticae vel oblongae, 6-17 cm longae, 2.5-9 cm latae, apice acuminato interdum falcato; inflorescentia staminata racemosa, 1-3 cm longa; florum staminatorum pedicellis 0.5-1.5 mm longis, sepala 5, ovata vel orbicularia, 0.5-0.7 mm longa, petala 5, ovata vel orbicularia, 5 mm longa, discus globosus pubescens, stamina 20-35, filamenta 1 mm longa; flores pistillati solitarii, pedicellis 0.5-1 cm longis, sepala (4)5, lanceolata, 5-12 mm longa, accrescentia, petala absentia, discus strigosus-hirsutus, styli 3, crassi, plani, 6-7 mm longi, adpressi; capsula sphaerica, 1 cm diametro, glabra.

Árbol monoico de hasta 5 m de alto; látex traslúcido tornándose rojo, ramas delgadas, teretes, estrigulosas; estípulas inconspicuas, endurecidas, cónicas, de 0.4 a 0.7 mm de largo, estrigulosas; hojas alternas; pecíolo estrigoso principalmente en la superficie abaxial, de 3 a 5(-10) mm de largo; lámina membranácea, verde en el haz, más pálida en el envés, elíptica a ligeramente obovada, de 6 a 17 cm de largo, de 2.5 a 9 cm de ancho, acuminada en el ápice a veces éste ligeramente curvado, margen estrigoso, ligeramente revuelto, entero o a veces remotamente glandular-denticulado, base atenuada, pubescencia muy escasa en el haz con algunos pelos adpresos gene-

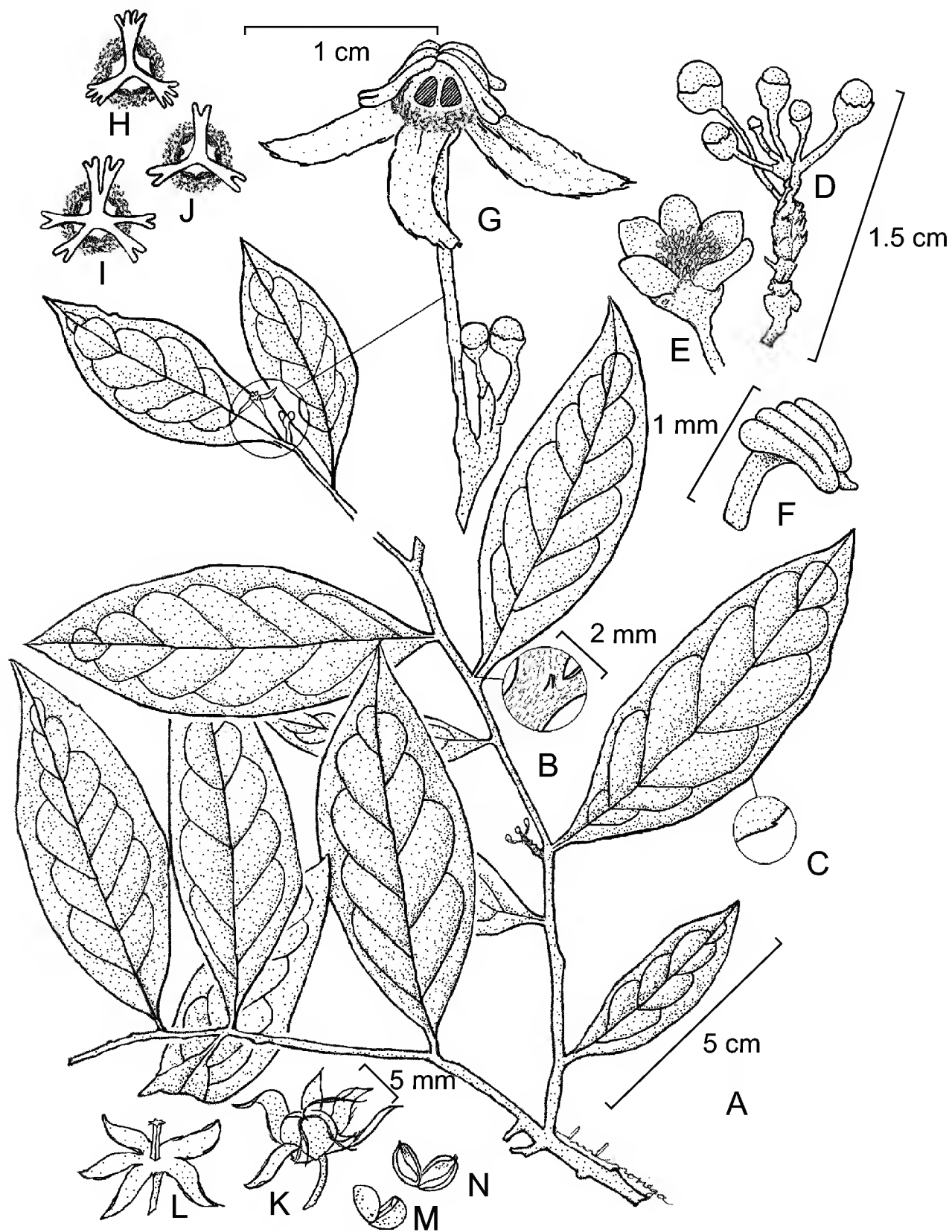


Fig. 1. *Acidocroton madrigalensis* Hanan & V.W. Steinm. A. rama con hojas y flores; B. tallo estriguloso con estípula; C. margen de la hoja, glandular-denticulado; D. inflorescencia masculina con botones; E. flor estaminada; F. estambre; G. inflorescencia masculina y flor pistilada, mostrando sépalos, disco estrigoso-hirsuto, ovario y estilos bífidos; H, I, J. distintos ovarios vistos desde arriba, mostrando la variación en la división de los ápices de sus estilos; K. fruto con cáliz acrescente y estilos persistentes; L. restos del fruto: columela y cáliz; M y N. cocos monospermos bivalvados luego de liberar la semilla, vista dorsal y ventral respectivamente. Las ilustraciones A, B, C, D, se basan en A. Hanan y C. Collado 389 (MEXU); E, F, G, J, en A. Hanan et al. 692 (MEXU, tipo); H, en A. Hanan et al. 911 (MEXU); I, K, L, M, N, en A. Hanan et al. 910 (MEXU).

ralmente sobre las venas, el envés con la vena media estrigosa, venación ligeramente elevada en el envés, nervios laterales (4-)5-6(-7) pares; inflorescencias masculinas racimos de 1 a 3 cm de largo, opuestos o casi opuestos a las hojas, a veces terminales, con 1 a 2 flores en antesis y 3 a 5 botones; flores estaminadas con pedicelos de 0.5 a 1.5 cm de largo, estrigosos, brácteas triangulares, glandular-dentadas, estrigosas, de ca. 1 mm de largo, persistentes en el eje de la inflorescencia; bractéolas parecidas a las brácteas pero más pequeñas; cáliz campanulado, sépalos 5, ovados a orbiculares, de 1.5 a 2 veces más anchos que largos, de 0.5 a 0.7 mm de largo, de 0.8 a 1.2 mm de ancho, ápice obtuso, pelos adpresos en la superficie abaxial; pétalos 5, libres, orbiculares a ligeramente ovados, blancos, de ca. 5 mm de largo, de 3.5 a 4.5 mm de ancho, glabriúsculos; glándulas pubescentes presentes entre los estambres; estambres 20 a 35, erectos, introrsos, filamentos de ca. 1 mm de largo, anteras basifijas, el apéndice del conectivo triangular; flores pistiladas solitarias, en pedicelos de 0.5 a 1.5 cm de largo, estrigosos, brácteas triangulares, glandular-dentadas, estrigosas, de 1.2 a 7.5 mm de largo; bractéolas parecidas a las brácteas, de 0.7 a 1.2 mm de largo; sépalos 5 o a veces 4 pero entonces uno bífido, a veces unidos en la base, acrescentes, foliáceos, lanceolados, de 5 a 12 mm de largo y de 2 a 4.5(-5.7) mm de ancho (los límites mayores casi en fruto), margen estrigoso y glandular-dentado; pétalos ausentes; disco rodeando al ovario, estrigoso-hirsuto; ovario tricarpetal, glabro; estilos 3, gruesos, aplanados, de 6 a 7 mm de largo, adpresos al ovario, sus ápices variando de bífidos a dos veces bífidos o laciniados, con pelos adpresos en la superficie abaxial; placentación axilar, un óvulo por lóculo; fruto una cápsula esférica, tricarpetal, verde, glabra, de aproximadamente 1 cm de diámetro, con el cáliz acrecente y los estilos persistentes, separándose en 3 cocos monospermos bivalvados, columela persistente; semillas desconocidas.

Material adicional examinado. MÉXICO. Tabasco: municipio de Teapa, Sierra El Madrigal, a 1.4 km al SE del edificio principal del Centro Regional Tropical Puyacatengo, 17°31'19.02" N, 92°55'05.37" W, 420 m, 24 abr 1991, *A. Hanan y C. Collado* 389 (FCME, IEB, MEXU, UJAT); Sierra El Madrigal, 16 oct 1991, *A. Hanan y C. Collado* 568 (MEXU); Sierra El Madrigal, en "El Tanque" a 0.57 km al NE del edificio principal del Centro Regional Tropical Puyacatengo, 17°31'51.53" N, 92°55'34.62" W, 07 oct 1992, *A. Hanan et al.* 676 (UJAT); Sierra El Madrigal a 0.66 km al E del edificio principal del Centro Regional Tropical Puyacatengo, 08 abr. 1993, *A. Hanan* 706 (IEB); Sierra El Madrigal, 13 mar 1997, *A. Hanan et al.* 910 (MEXU, UJAT), 911 (FCME, IEB, MEXU, UJAT); Cerro del Madrigal, 215 m, 29 oct 1986, *A. Guadarrama et al.* 949 (IEB); Cerro las Campanas 3 km E of Teapa, ca. 50 km S of Villahermosa, 12 ago 1974, *J. Conrad et al.* 2876 (MEXU).

Acidocroton madrigalensis se conoce de la Sierra El Madrigal y el Cerro La Campana, prolongaciones de la Sierra Norte de Chiapas ubicadas al sur del estado de Tabasco, en donde es un componente abundante del estrato bajo en la selva alta perennifolia que ahí se desarrolla, sobre grandes afloramientos de roca caliza con fuerte desarrollo cárstico. Crece en elevaciones de 215 m a 420 m. Se le ha encontrado en floración de febrero a abril y de agosto a octubre. Debido a su distribución limitada y a las amenazas a las que está sujeta la selva alta perennifolia se considera vulnerable a la extinción.

Acidocroton es un género neotropical que incluye aproximadamente 15 especies con su mayor diversidad en las Antillas (Govaerts et al., 2000). Además de la nueva especie, otras dos se encuentran en México: *A. spinosus* (Standl.) G.L. Webster y *A. steyermarkii* (Standl.) G.L. Webster. Ambas fueron descritas originalmente en el género *Ophellantha* Standl., pero Webster (1994) lo redujo a una sección de *Acidocroton* (sec. *Ophellantha* (Standl.) G.L. Webster); sin embargo, posteriormente Radcliffe-Smith (2001) los reconoció como géneros distintos. Se decidió seguir la propuesta de Webster y tratar este grupo como sección de *Acidocroton*, porque los rasgos vegetativos no son tan marcados como para justificar el reconocimiento de dos géneros distintos. Además, las diferencias entre *Ophellantha* y *Acidocroton* enlistadas por Radcliffe-Smith (op. cit.) no siempre son absolutas. Por ejemplo, *A. spinosus* y *A. steyermarkii*, ambas ubicadas en *Ophellantha* según este autor, tienen menos de 50 estambres, poseen estípulas a menudo marcadamente espinosas, y los ovarios pueden tener 3 carpelos, aunque en el caso de *A. spinosus* por lo general son dos. Sin embargo, todas estas características según Radcliffe-Smith son de *Acidocroton* y no de *Ophellantha*. Por otro lado, los análisis filogenéticos de la familia basados en caracteres moleculares (Berry et al., 2005; Wurdack et al., 2005) incluyen algunas especies de *Acidocroton* y *Ophellantha*, pero la muestra no se consideró suficiente para concluir sobre la monofilia de estos taxa. Se agrupan en un clado estrechamente vinculado con el género *Croton* L., de la tribu Crotoneae y la relación entre estos grupos requiere un estudio más amplio.

La nueva especie se puede distinguir de las otras dos de *Acidocroton* presentes en México por características foliares como: peciolo relativamente cortos ((3-)4(-10) vs. 10-14 mm), láminas más grandes (6-17 x 2.5-9 vs. 5-9 x 2.5-5.5 cm) y estípulas relativamente pequeñas (0.4-0.7 vs. 2-5 mm), no espinosas (vs. a menudo espinosas). Otras diferencias se encuentran en el Cuadro 1.

El nombre de la especie está dedicado a la Sierra El Madrigal, municipio de Teapa, Tabasco (17°25'15"-17°32'30" N, 92°49'-92°56' W), uno de los últimos reductos de la selva alta perennifolia en el estado, y que junto con la Sierra Norte de

Cuadro 1. Principales diferencias entre las tres especies de *Acidocroton* presentes en México.

	<i>A. madrigalensis</i>	<i>A. spinosus</i>	<i>A. steyermarkii</i>
Estípulas espiniformes	no	a menudo	a menudo
Estípulas, longitud (mm)	0.4-0.7	3-5	2-2.5
Pecíolos, longitud (mm)	(3-)4(-10)	10-14	10-13
Hojas, tamaño largo x ancho (cm)	6-17 x 2.5-9	5-9 x 2.5-5.5	5-6.5 x 1.5-2.5
Láminas de las hojas, forma	elípticas a ligeramente obovadas	elípticas a ovado- elípticas	lanceoladas a lanceolado-oblongas
Flores estaminadas:			
color de pétalos	blanco	verde	verde
estambres, número	20-35	16-17 (hasta 50)	16 (se conoce de una sola flor en botón)
filamentos, longitud (mm)	1	3-5	se desconoce en antesis
Flores pistiladas:			
margen de los sépalos	denticulado	denticulado	entero
lóculos del ovario y estilos, número	3	2(-3)	3
Fruto, pubescencia	glabro	ligeramente adpreso, setuloso o glabro	densamente velutino-pilósuloso

Chiapas, así como las regiones de Uxpanapa y Chimalapas, es conocida como “área del arco” o “crescent area”, región que ha sido postulada por Wendt (1987a, 1993) como refugio florístico del Cenozoico con base en la evidencia paleobotánica y fitogeográfica, así como por el alto número de taxa endémicos (Hernández y Hanan-Alipi, 1998; Monro, 1999; Schutzman et al., 1988; Wendt, 1987b; Zamudio, 1988) y poblaciones disyuntas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Isabel Noriega Escurdia por la elaboración de la ilustración, a Héctor Cervantes Maya por hacernos llegar los ejemplares que se examinaron, a los herbarios FCME, IEB, MEXU y UJAT por el acceso a sus colecciones y a Grady L.

Webster por proporcionar información importante sobre la nueva especie. El trabajo de Steinmann fue realizado con apoyo económico del Instituto de Ecología, A.C. (cuenta 20006), del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

LITERATURA CITADA

- Berry, P. E., A. L. Hipp, K. J. Wurdack, B. Van Ee y R. Riina. 2005. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and the tribe Crotoneae (Euphorbiaceae sensu stricto) using ITS and trnL-trnF DNA sequence data. *Amer. J. Bot.* 92: 1520-1534.
- Govaerts, R., D. G. Frodin y A. Radcliffe-Smith. 2000. World checklist and bibliography of Euphorbiaceae (and Pandaceae). Vols. 1-4. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens. Kew, UK. 1622 pp.
- Hanan, A. M. 1997. Análisis florístico de la Sierra El Madrigal, Teapa, Tabasco. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 50 pp.
- Hernández, H. M. y A. M. Hanan-Alipi. 1998. *Zapoteca quichoi* (Leguminosae, Mimosoideae), a new species from southeastern Mexico. *Brittonia* 50(2): 211-213.
- Monro, A. K., 1999. Seven new species of *Pilea* Lindley (Urticaceae) from Mesoamerica. *Novon* 9: 390-400.
- Pérez, L. A., M. Sousa S., A. M. Hanan, F. Chiang y P. Tenorio. 2005. Vegetación terrestre. Capítulo 4. In: Bueno, J., F. Álvarez y S. Santiago (eds.). Biodiversidad del estado de Tabasco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México - Consejo Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. pp. 65-110.
- Radcliffe-Smith, A. 2001. Genera Euphorbiacearum. Royal Botanic Gardens. Kew, UK. 455 pp.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F., México. 432 pp.
- Schutzman, B., A. P. Vovides y B. Dehgan. 1988. Two new species of *Zamia* (Zamiaceae, Cycadales) from Southern Mexico. *Bot. Gaz.* 149(3): 347-360.
- Webster, G. L. 1994. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 33-144.
- Wendt, T. 1987a. Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca, México: evidencia de refugios florísticos cenozoicos. *Anales Inst. Biol. UNAM, Ser. Bot.* 58: 29-54.
- Wendt, T. 1987b. Plantae Uxpanapae III. A new species of *Biophytum* (Oxalidaceae) and five genera new for the Mexican flora. *Brittonia* 39(1): 133-138.
- Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forests. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. Nueva York, USA. pp. 595-680.

- Wurdack, K. J., P. Hoffmann y M. W. Chase. 2005. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) using plastid *rbcL* and *trnL-F* DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 92: 1397-1420.
- Zamudio, S. 1988. Descubrimiento de *Pitcairnia undulata* Scheidweiler (Bromeliaceae) en Tabasco, México. *Acta Bot. Mex.* 2: 5-9.

Recibido en abril de 2012.

Aceptado en marzo de 2013.

UNA NUEVA ESPECIE DE *MANCOA* (BRASSICACEAE) ENDÉMICA DE MICHOACÁN, MÉXICO

LUIS HERNÁNDEZ-SANDOVAL^{1,2} Y MAHINDA MARTÍNEZ¹

¹Universidad Autónoma de Querétaro, Licenciatura en Biología,
Avenida de las Ciencias s/n, 76230 Juriquilla, Querétaro, México.

²Autor para la correspondencia: luishs@uaq.mx

RESUMEN

Se describe e ilustra *Mancoa perennis*, una nueva especie endémica al estado de Michoacán, México. Es similar a *M. laxa*, de la cual difiere en su hábito perenne, los lóbulos de las hojas caulinares ovados a triangulares, enteros, presentando un tricoma ramificado en el ápice y la inflorescencia densa con pedicelos glabros.

Palabras clave: Cruciferae, *Mancoa perennis*, vulnerable.

ABSTRACT

Mancoa perennis, a new species endemic to Michoacán, Mexico is described and illustrated. The new species is similar to *M. laxa*, but differs in its perennial habit, the caulinar leaf lobes ovate or triangular, entire, apically bearing a branched trichome, and a dense inflorescence with glabrous pedicels.

Key words: Cruciferae, *Mancoa perennis*, vulnerable.

El género *Mancoa* Wedell es un grupo del Nuevo Mundo con ocho especies, hasta antes de esta propuesta. *Mancoa* es similar a *Halimolobos* Tausch y a *Sphaerocardamum* S. Schauer, sin embargo se caracteriza por tener hojas basales y caulinares pinnatisectas o dentadas, a veces pecioladas, frutos angustiseptados con 40 a 100 óvulos, numerosas semillas y funículos generalmente tortuosos, de igual tamaño o más largos que las semillas. Las especies de *Mancoa* habitan zonas

planas, valles o cañadas con pastizales húmedos a muy húmedos (Rollins, 1993; Bailey et al., 2007).

En el transcurso del trabajo sobre las crucíferas de Flora del Bajío se detectó un espécimen de *Mancoa* similar a *M. laxa* Rollins. Al revisarla con detalle, presentó caracteres únicos diferentes que hacen que se proponga como una especie nueva.

Mancoa perennis L. Hernández & M. Martínez, sp. nov. Fig. 1.

Similar to *Mancoa laxa* Rollins, from which it differs in its perennial habit, scarcely branched shoots, caulinar lower leaves non-auriculate, caulinar leaf lobes entire with a branched trichome in the apex, a dense inflorescence with glabrous pedicels, cream color sepals, white petals, and terete filaments.

Planta herbácea perenne por una base leñosa de 10 a 20 cm de alto; tallo muy ramificado desde la base, creciendo de manera dicotómica en forma de Y, con ramas desiguales en tamaño entre sí y con superficie tuberculada, poco pubescente, con tricomas ramificados sobre un estípite muy corto con 2 a 8 ramas perpendiculares al estípite; hojas basales o de la roseta espatuladas, de ca. 5 mm de largo, enteras, con tricomas simples en la base y ramificados en el resto de la lámina; hojas caulinares linear-oblongas, de 7 a 10 mm de largo y 1 a 3 mm de ancho, ápice agudo, base truncada en las inferiores y auriculada en las superiores, margen someramente lobado, glabras, con 6 a 8 lóbulos; lóbulos ovados a triangulares, enteros, con un tricoma ramificado desde la base en el ápice de cada lóbulo; inflorescencia en forma de racimo alargado, denso, de 5 a 10 cm de largo, las flores inferiores bracteadas, pedicelos divaricados a ascendentes, rectos, glabros, de 3 a 4 mm de largo; flores de ca. 3 mm de diámetro; sépalos de color crema, oblongos a lanceolados, de 1.5 a 1.8 mm de largo, láminas erectas, margen ondulado; pétalos blancos, espatulados, de 3 a 3.5 mm de largo y 1 a 1.5 mm de ancho; estambres 6, tetradínamos, con nectario en forma de anillo en la base, filamentos rollizos, de 2 a 2.4 mm de largo, anteras sagitadas, de color amarillo oscuro, de ca. 0.6 mm de largo; ovario elipsoide, de 1.2 a 1.4 mm de largo, óvulos 40 a 54, estilo evidente, de 0.8 a 0.9 mm de largo, con la base cortamente decurrente hacia la línea de sutura, estigma capitado; silicuas oblongas a elipsoides, glabras, ligeramente estipitadas, redondeadas arriba y abajo, comprimidas en sentido contrario al septo, de 2 a 2.5 mm de largo, de 1 a 1.5 mm de ancho, valvas redondeadas, con estilos de ca. 1 mm de largo, fuertemente expandidos en el ápice; semillas (4)8 a 20, cafés, sin alas, rollizas, de 0.3 a 0.5 mm, cotiledones incumbentes, funículos delgados, tortuosos, de 0.5 a 1 mm de largo.

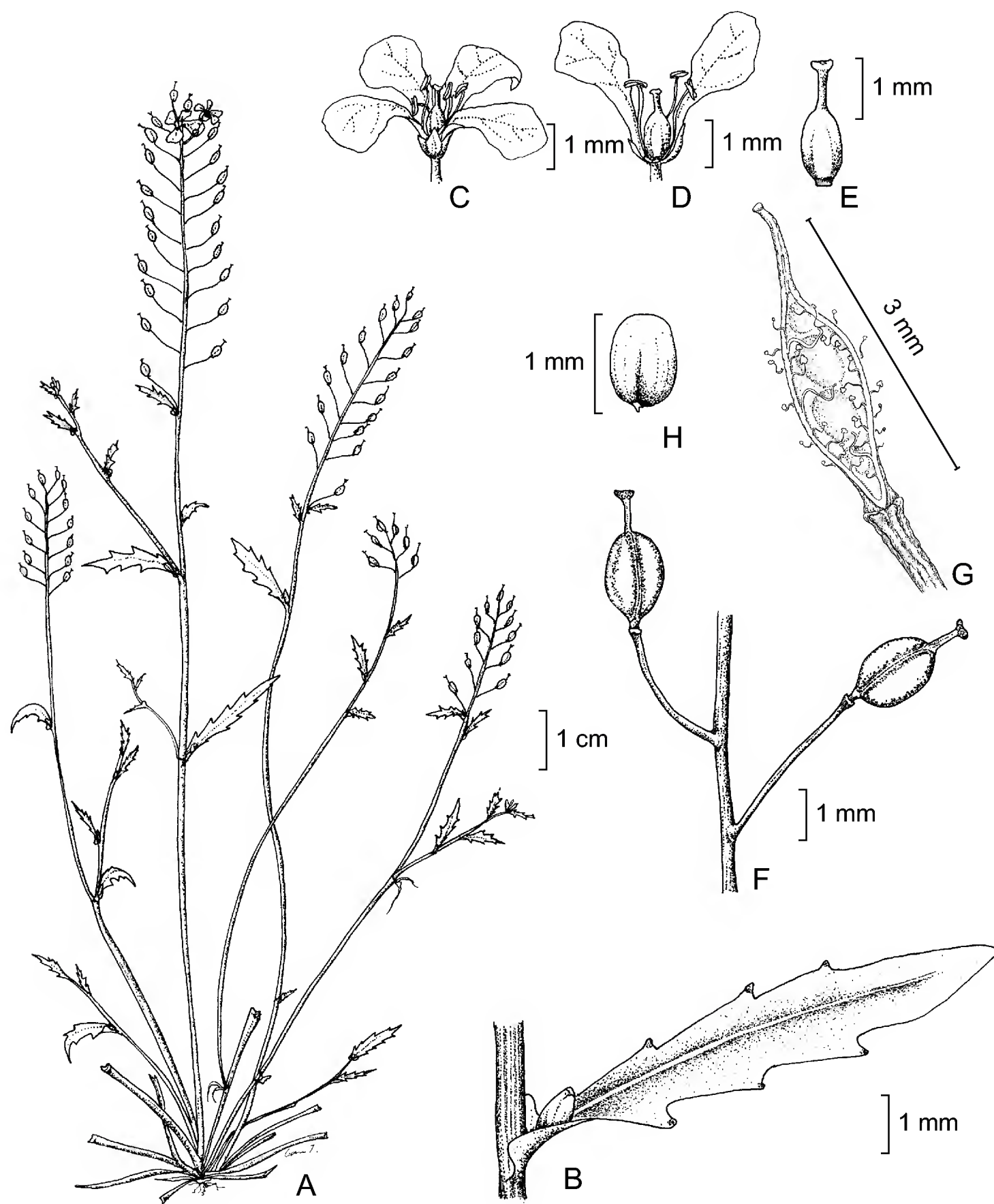


Fig 1. *Mancoa perennis* sp. nov. A. hábito; B. hoja; C. flor; D. disección de flor; E. ovario; F. porción de infrutescencia; G. porción del fruto mostrando el replum y los funículos tortuosos; los más delgados tienen óvulos abortados; H. semilla.

Tipo: México, Michoacán, Las Adjuntas, carretera Queréndaro - Maravatío, municipio de Zinapécuaro, *H. Díaz B. et al.* 6777 (IEB, isotipo QMEX).

Distribución y ecología. Planta rara en bosque de pino-encino, se conoce solo de zonas encharcadas en el norte de Michoacán. Alt. 2100 m.

Fenología: Florece en agosto y fructifica hasta noviembre.

Etimología: El epíteto específico refleja la condición de su hábito.

El nuevo taxon pertenece al grupo de especies con valvas de fruto glabras que presentan Bailey et al. (2007). En particular, es similar a *Mancoa laxa*, pero se diferencia de ella en varios caracteres de hábito, pubescencia y forma de diferentes estructuras, así como en un tamaño menor de la mayoría de sus órganos (Cuadro 1). Los caracteres diagnósticos de *M. laxa* son su forma de vida anual con las hojas caulinares auriculadas en la base, lobadas con dientes en los lóbulos, inflorescencias laxas, pedicelos esparcidamente pubescentes, sépalos verdosos, filamentos planos, anteras moradas y silicuas de 5-6 x 2.5-3 mm. Claramente se puede reconocer a *M. perennis* por su hábito perenne, las hojas pequeñas (5-12 x 1-3 mm) y la inflorescencia densa. Adicionalmente *M. perennis* difiere de *M. laxa* por presentar los lóbulos de las hojas caulinares enteros y con un tricoma ramificado en el ápice, los pedicelos glabros, los sépalos de color crema, los filamentos rollizos, las anteras de color amarillo oscuro y las silicuas de 2-2.5 x 1-1.5 mm. Geográficamente, estas dos especies también se encuentran sumamente separadas, *M. laxa* en Chihuahua y *M. perennis* en Michoacán, no habiendo encontrado al momento poblaciones intermedias de ninguna de las dos.

Dado que la nueva especie crece en zonas cercanas a las localidades conocidas de *M. bracteata* (S. Watson) Rollins, se presentan los caracteres que la diferencian de *M. perennis*: hábito perenne, hojas basales espatuladas, pequeñas (5-6 x 1.5-2 mm) enteras, hojas caulinares muy escasas, de las cuales las inferiores tienen las bases truncas y las superiores auriculadas, pedicelos divaricados, ascendentes, filamentos rollizos y estilo de 1 mm.

Otra especie endémica de México, de hábito perenne, frutos glabros y viviendo en zonas inundables en el estado de Hidalgo es *Mancoa rollinsiana* Calderón. Sin embargo, sus hojas basales son pinnatisectas o bipinnatisectas, de 3.5 cm de largo, pecioladas y las caulinares sésiles de 1.5 cm de largo, muy diferentes de las de *M. perennis* donde las de la base son enteras de 5 mm de largo con las caulinares solamente lobuladas de 0.7 a 1 cm de largo.

Cuadro 1. Comparación entre las especies cercanas taxonómica o biogeográficamente a la nueva especie de *Mancoa*.

Caracteres	<i>M. laxa</i>	<i>M. perennis</i>	<i>M. bracteata</i>
Forma de vida	anual	perenne	anual
Forma de las hojas de la roseta	no observada	espatulada	largamente oblonga
Pubescencia de las hojas de la roseta	no observada	tricomas simples en la base, ramificados en el resto de la lámina	glabras, a veces con tricomas ramificados en el ápice de los lóbulos de hojas
Tamaño de las hojas de la roseta	no observadas	5-6 x 1.5-2 mm	25-55 x 5-9 mm
Pecíolos de todas las hojas	no observados	ausentes	presentes
Hojas caulinares	escasas	muy escasas	abundantes
Tamaño de las hojas caulinares	8-12 x 2-5 mm	5-12 x 1-3 mm	15-40 x 10 mm
Ápice de los lóbulos de las hojas	redondeado	agudo	agudo a obtuso
Pubescencia de las hojas	glabras	glabras, con un tricoma ramificado en cada lóbulo	en las venas centrales, con 1-5 tricomas ramificados o simples en cada lóbulo
Forma de la base de hojas caulinares	auriculada	las inferiores truncadas, las superiores auriculadas	fuertemente auriculadas
Tamaño de las inflorescencias	10-15 cm	5-10 cm	2.5-7.5 cm
Brácteas florales	10 mm	2-5 mm	10-20 mm
Pedicelos	esparcidamente pubescentes	glabros	glabros a esparcidamente pubescentes
Dirección de los pedicelos	divaricados ascendentes	divaricados ascendentes	divaricados en ángulo recto
Tamaño de los pedicelos	3-4 mm de largo	2-4 mm	5-8 mm
Color de los sépalos	verde-amarillento	crema	blanco a crema
Filamentos	aplanados	rollizos	aplanados
Anteras	moradas	amarillo oscuras	amarillo oscuras
Silicuas	5-6 x 2.5-3 mm	2-2.5 x 1-1.5 mm	3-4 x 1.5-2 mm
Semillas	0.75 mm	0.5 mm	ca.1 mm

Mancoa perennis sólo se ha encontrado en la localidad tipo. Se han llevado a cabo exploraciones adicionales y no ha sido posible ampliar su distribución por lo que se presupone como endémica de Michoacán, México. Es un elemento escaso y puede considerarse vulnerable a la extinción.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Jerzy Rzedowski la revisión crítica del manuscrito, así como sus acertados comentarios. Clara Tinoco elaboró la ilustración.

LITERATURA CITADA

- Bailey, C. D., I. Al-Shehbaz y G. Rajanikanth. 2007. Generic limits in tribe Halimolobeae and description of the new genus *Exhalimolobos* (Brassicaceae). *Syst. Bot.* 32(1): 140-156.
- Rollins, R. 1993. The Cruciferae of continental North America. Systematics of the mustard family from Arctic to Panama. Stanford University Press. Stanford, USA. 976 pp.

Recibido en diciembre de 2012.

Aceptado en marzo de 2013.

ORIGINS OF MEXICAN MALPIGHIACEAE

WILLIAM R. ANDERSON

University of Michigan Herbarium
Ann Arbor, Michigan 48108, USA
wra@umich.edu

ABSTRACT

The approximately 42 lineages of Malpighiaceae currently known in Mexico are identified and briefly described and discussed. All the Mexican lineages have their *ultimate* roots in South America, although in some cases the connections are inferred only through phylogeny and several Mexican genera probably originated in Mexico. All the lineages have effective adaptations for dispersal except the genus *Galphimia*, but distributions outside Mexico and a phylogenetic tree suggest that while many Malpighiaceae reached Mexico through “stepping-stone” dispersal, some lineages probably arrived as the result of episodes of long-distance dispersal from South America.

Key words: biogeography, Malpighiaceae, Mexico, phylogeny.

RESUMEN

Se identifican y se describen y discuten brevemente los aproximadamente 42 linajes de Malpighiaceae que se conocen hasta ahora para México. Todos los linajes mexicanos tienen sus *últimas* raíces en Sudamérica, aunque en algunos casos las conexiones se infieren únicamente mediante filogenia y algunos géneros mexicanos probablemente se originaron en México. Todos los linajes tienen adaptaciones efectivas para su dispersión excepto el género *Galphimia*, pero las distribuciones fuera de México y un árbol filogenético sugieren que aunque muchas Malpighiaceae llegaron a México mediante el modelo de dispersión de “piedras de paso”, algunos linajes probablemente arribaron desde Sudamérica mediante dispersión a larga distancia.

Palabras clave: biogeografía, filogenia, Malpighiaceae, México.

INTRODUCTION

In a recent review of the literature on the Mexican seasonally dry tropical flora, Pérez-García et al. (2012, p. 177) stated, “[W]e conclude that treating TDF [tropical dry forest] as a plant community that has a prominent South American component is not warranted, and thus this plant formation cannot be considered as being part of the Neotropical Realm.” They contrasted their conclusion with that of Rzedowski (1991), who stated (p. 4), “An analysis of the geographical affinities of the phanerogamic flora of Mexico indicates that its links with the south are about four times more important than those with the north.” Pérez-García et al. also stated (p. 171) that “More phylogenies of Mexican species and their sister groups occurring beyond the country’s borders are needed in order to determine the ultimate sources and relative ages of the components of this diverse biota . . .” That is the purpose of this paper—as a specialist in the systematics of the family Malpighiaceae, I propose to describe what is known about the relationships of the present Mexican representatives of that family, with special emphasis on the number of lineages of Malpighiaceae in Mexico and the probable ultimate origins of those lineages. In doing that I hope not only to contribute to the ongoing controversy concerning the origins of the Mexican flora, but also to demonstrate what a powerful tool phylogenetic systematics can be in interpreting biogeographical history.

The Malpighiaceae is a family of tropical and subtropical flowering plants, comprising approximately 1300 species in 75 genera; about 80% of the genera and 90% of the species occur mostly or entirely in the New World, with the rest native to the Old World (Anderson et al., 2012). In 1990 I suggested on the basis of morphology that the family originated and diversified in South America, spreading eventually from there to Central America, North America, the West Indies, and the Old World (principally Africa and Asia). Phylogenetic research published in the last 12 years has broadly supported my 1990 suggestion (Cameron et al., 2001; Davis et al., 2001; Davis & Anderson, 2010). Today there are more genera and species of Malpighiaceae in South America than anywhere else (Anderson et al., 2012).

Some of the generic names used in this paper will be unfamiliar to people acquainted with the Mexican flora. The new names and generic interpretations result from an ongoing reassessment of relationships in the family. Anyone puzzled by such unfamiliar names can go to our website (Anderson et al., 2012), where a nomenclatural database will answer questions about what happened to old familiar names. The same website contains references to literature on Malpighiaceae (mostly with pdfs or links to online sources of the original publications) and drawings and photos of most of the genera mentioned in this paper.

MEXICAN LINEAGES OF MALPIGHIACEAE

Here I list and describe briefly the lineages of Malpighiaceae that I can identify in the Mexican flora. When no source is cited, the reader should assume that these statements represent my own unpublished observations and opinions.

***Adelphia*:** four species in South America (W. Anderson, 2006), one of which is also found to the north. *Adelphia* is embedded in the poorly resolved *Hiraea* clade, which is mostly South American (but see also *Hiraea* and *Psychopterys* below). The wholly South American genus *Lophopterys* is sister to the rest of the *Hiraea* clade (Davis & Anderson, 2010), which suggests that the clade originated in South America.

***A. hiraea* (Gaertn.) W. R. Anderson (Fig. 1):** a vine, wind-dispersed by winged samaras, extending from northwestern South America throughout Central America into Mexico, where it is collected occasionally in wet forests of Chiapas and Tabasco; it also occurs in Jamaica.

***Aspicarpa*/*Gaudichaudia* (Figs. 2, 3):** a large, diverse lineage, mostly Mexican except for two species that extend into the United States and two species in Central America, one of which extends into northwestern South America. *Aspicarpa* and *Gaudichaudia* are embedded in the very large, strongly supported, mostly South American *Stigmaphyllon* clade, which is represented in Mexico by six genera [*Aspicarpa* (including *Gaudichaudia*), *Banisteriopsis*, *Bronwenia*, *Cottisia*, *Diplopterys*, and *Stigmaphyllon*] (Davis & Anderson, 2010).

In the traditional sense, *Aspicarpa* comprises several species in southern South America and several species in North America, but the two groups do not constitute a monophyletic group (Davis & Anderson, 2010), so this discussion will ignore the South American species; the type is from Mexico so the name *Aspicarpa* will remain with the North American species. There are approximately 3–6 species of *Aspicarpa* s. str., growing throughout Mexico from Oaxaca to Sonora, Chihuahua, and Coahuila, with two of them occurring also in adjacent areas of the United States (Arizona, New Mexico, and Texas). They grow in diverse habitats, from oak and pine-oak forests to shrubby woodlands to desert scrub. They are erect shrublets or more or less prostrate herbaceous stems from a perennial base that are not or only very weakly twining. The fruit of *Aspicarpa* breaks apart into dry nutlets that are

unwinged but bear a dorsal crest and usually a lateral crest or rudimentary winglet. Such mericarps have no obvious adaptation for dispersal (Fig. 2).

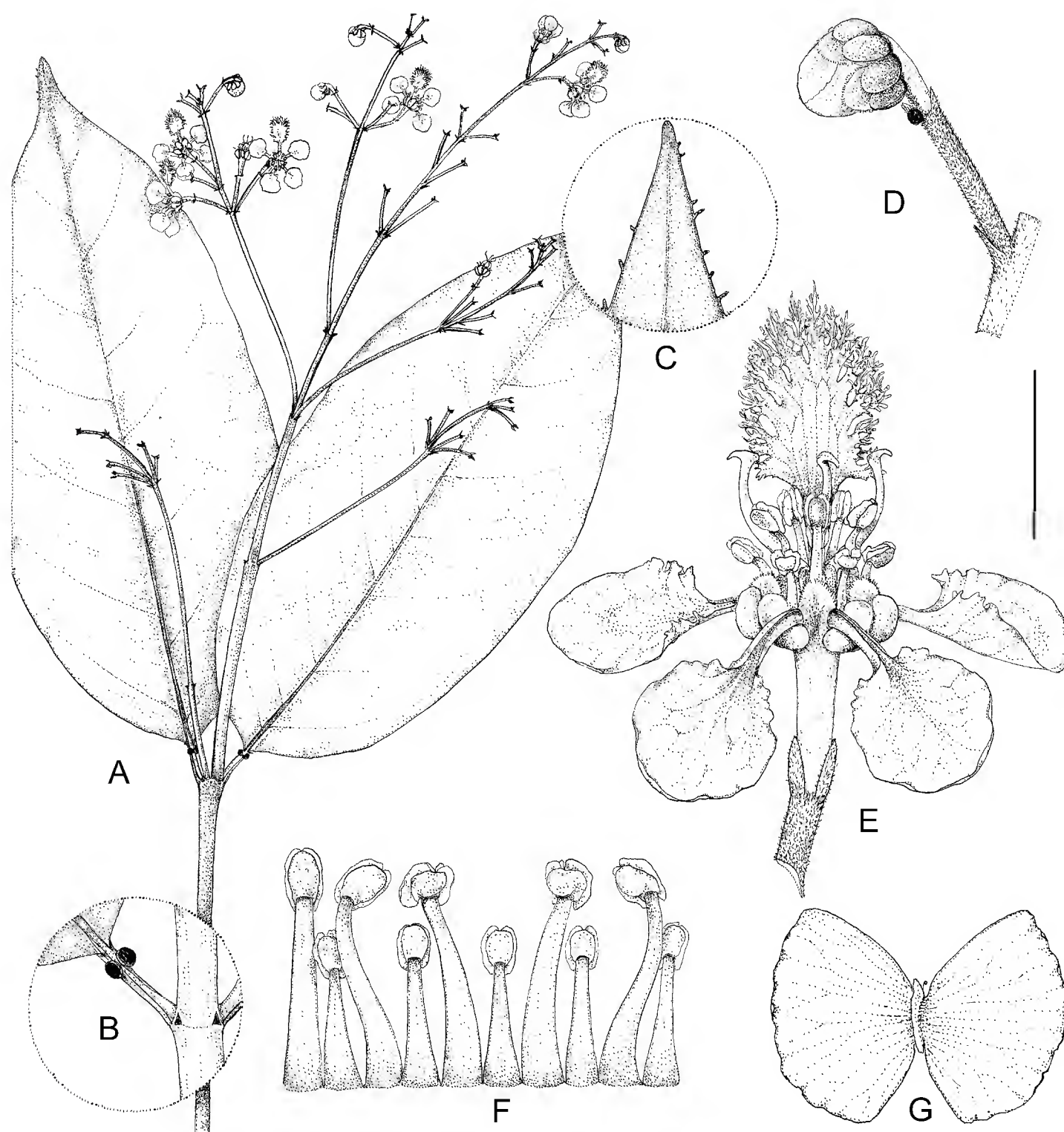


Fig. 1. *Adelphia hiraea*. A. flowering branch; B. node to show interpetiolar stipules and large glands on petiole; C. apex of lamina to show marginal processes; D. circinate flower bud with one large eccentric gland on one bracteole; E. flower, posterior petal uppermost (eccentric bracteole gland is behind pedicel, below posterior petal); F. androecium laid out, abaxial view, the stamen just above the letter "F" opposite posterior petal; G. samara, abaxial view. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, C, 1.3 cm; D, 8 mm; E, 6 mm; F, 2.7 mm; G, 3 cm. Based on: A–F, *Foster 2313*, MICH; G, *Davidse et al. 20520*, MICH.

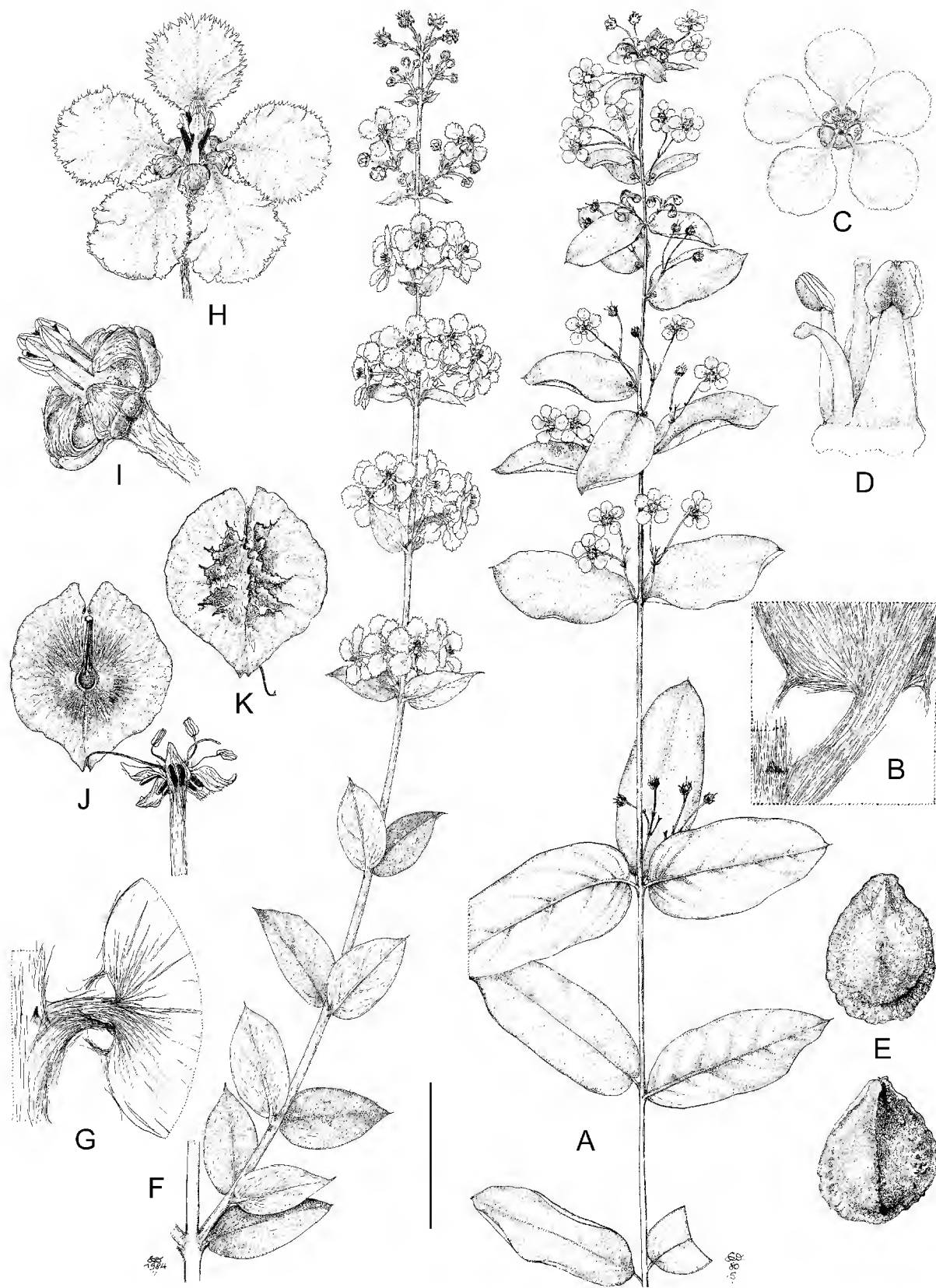


Fig. 2. *Aspizarpa* and *Gaudichaudia*. A–E, *A. brevipes* (DC.) W. R. Anderson. A. flowering branch; B. base of leaf, abaxial view, and adjacent node with stipule; C. flower, posterior petal uppermost; D. androecium and gynoecium, stamen at left opposite anterior sepal; E. mericarps, adaxial view (above) and abaxial view (below). F–K, *G. krusei* W. R. Anderson. F. flowering branch; G. base of leaf, adaxial view, and adjacent node with stipule; H. flower, posterior petal uppermost; I. flower with petals removed, lateral view; J. samara, adaxial view, still attached to receptacle by carpophore; K. samara, abaxial view. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 4 mm; C, 8 mm; D, 2 mm; E, 8 mm; F, 4 cm; G, 4 mm; H, 8 mm; I, 5 mm; J, K, 8 mm. Based on: A–E, *Pringle* 4422, US; F–I, *Anderson* 12868, MICH; J, K, *Koch & Fryxell* 8264, MICH.

Gaudichaudia comprises 15–40? species; the definition of species in this group is made difficult by the widespread occurrence of hybridization and polyploidy (W. Anderson, 1993). Most species are found in southern Mexico, but two

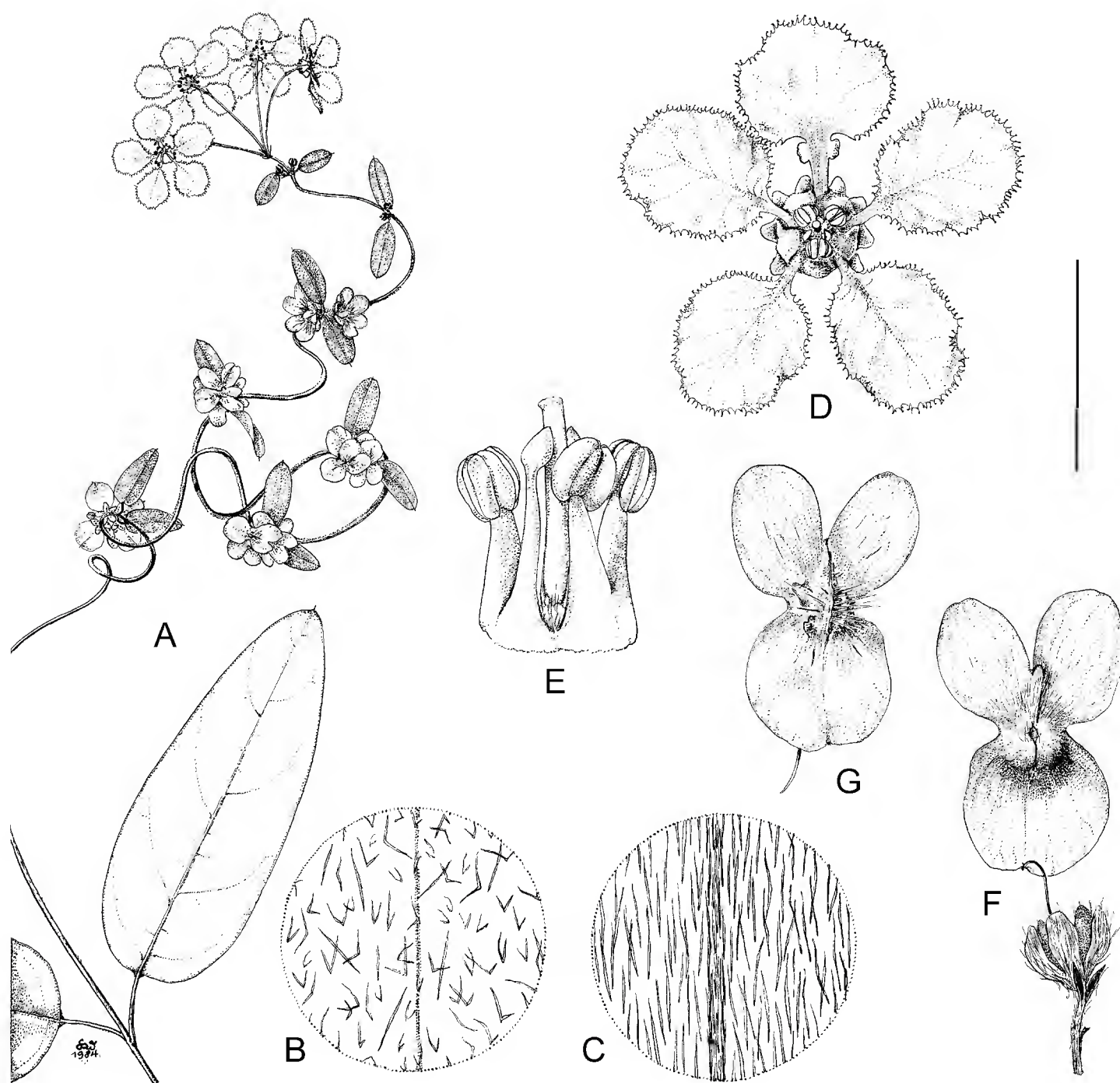


Fig. 3. *Gaudichaudia galeottiana* (Nied.) Chodat. A. branch with chasmogamous flowers and fruits from cleistogamous flowers; B, C. enlargement of surfaces of small young leaves, adaxial side (B) and abaxial side (C); D. chasmogamous flower, posterior petal uppermost; E. androecium and gynoecium of chasmogamous flower, the stamen at left opposite anterior sepal; F. samara, adaxial view, still attached to cleistogamous flower by carpophore; G. samara from cleistogamous flower, abaxial view. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, C, 4 mm; D, 1 cm; E, 4 mm; F, G, 8 mm. Based on *Anderson & Laskowski 4087*, MICH.

closely related species extend into Central America and one extends into Colombia and Venezuela. They occur in the same assortment of habitats as *Aspicarpa*. A few are erect shrublets, but most are twining herbaceous vines from a perennial base. The fruit breaks apart into dry winged samaras, well adapted for wind-dispersal (Figs. 2, 3).

The latest phylogeny of Malpighiaceae (Davis & Anderson, 2010) indicates that *Aspicarpa* and *Gaudichaudia* together form a monophyletic group, but that neither is monophyletic without the other—the three sequenced species of *Aspicarpa* are distributed among the six sequenced species of *Gaudichaudia*. Therefore, for the purposes of this paper we should treat *Aspicarpa/Gaudichaudia* as a single large and diverse Mexican lineage. On morphological grounds it seems safe to say that the ancestor of the lineage was probably a plant with a lateral-winged samara that reached western Mexico via long-distance dispersal from southern South America, where *Camarea*, the sister genus, occurs. That ancestor (unlike anything that now occurs in South America) presumably found open, seasonally dry habitats that it was able to exploit and into which its descendants were able to expand.

***Banisteriopsis*:** approximately 70 species, all South American (Gates, 1982; Anderson & Davis, 2006, 2007). Two species that are not closely related within the genus (Gates, 1982) have reached Mexico; both are vines and wind-dispersed by winged samaras. *Banisteriopsis* is a member of the *Stigmaphyllon* clade; see note above under *Aspicarpa*.

***B. elegans* (Triana & Planch.) Sandwith:** growing in mesic forests from north-western South America throughout Central America to Guatemala, known in Mexico from a single collection from a wet forest in Chiapas.

***B. muricata* (Cav.) Cuatrec. (Fig. 4):** very widely distributed in South and Central America, growing in diverse habitats (wet forests, dry forests, roadside thickets); known in Mexico from numerous collections in Chiapas and several in Oaxaca, mostly from tropical deciduous forests.

***Bronwenia*:** ten species, all South American (Anderson & Davis, 2007); two of those species, both woody vines that are sometimes shrubby and both wind-dispersed by winged samaras, have reached Mexico. The genus is in the *Stigmaphyllon* clade (Davis & Anderson, 2010), where it is sister to the rest of the clade; see also note above under *Aspicarpa*.

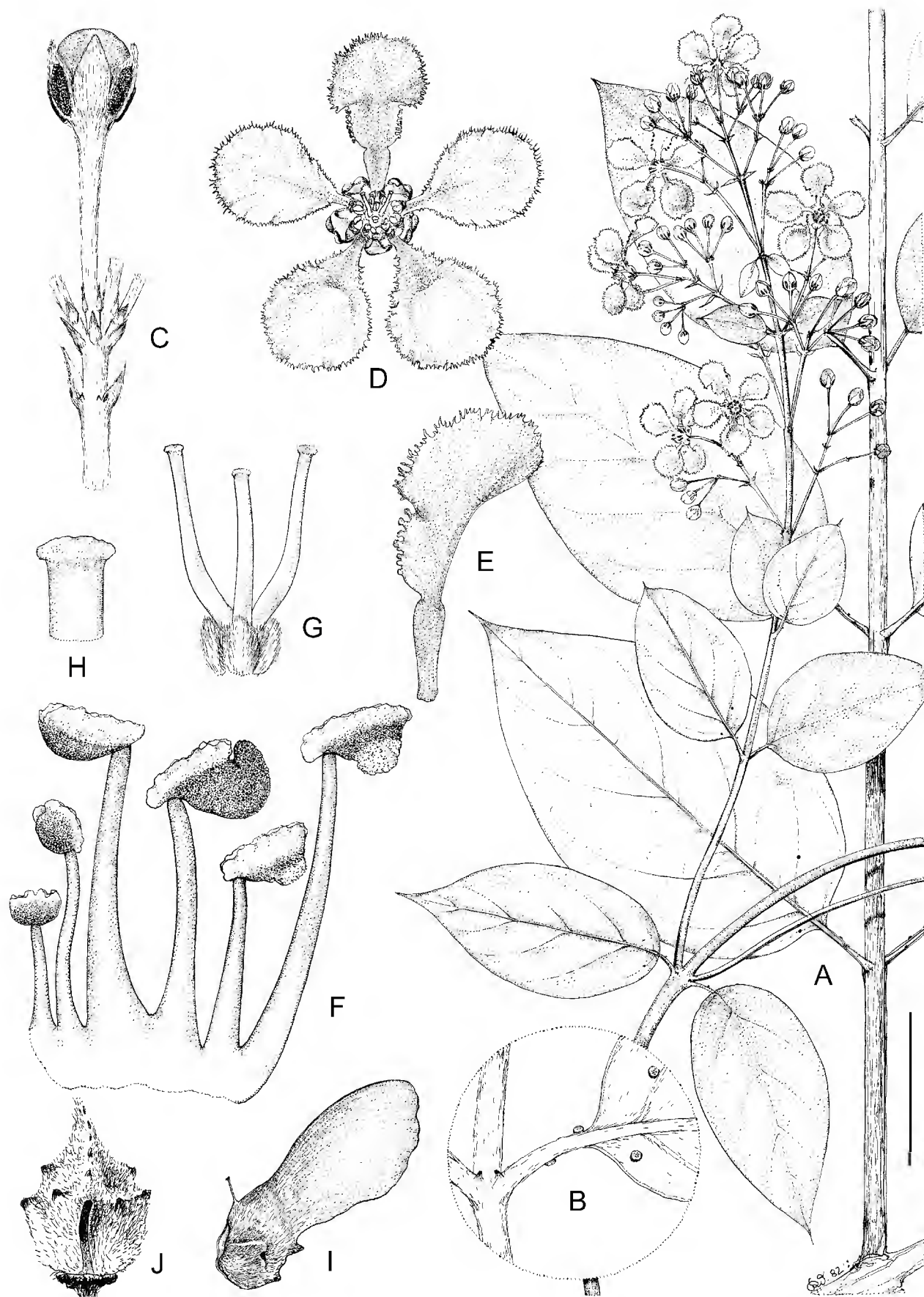


Fig. 4. *Banisteriopsis muricata*. A. leafy and flowering branches; B. node to show stipules and abaxial base of leaf; C. flower bud and umbel; D. flower, posterior petal uppermost; E. posterior petal, lateral-abaxial view; F. portion of androecium, abaxial view, stamen opposite posterior petal to left; G. gynoecium, anterior style in center; H. apex of style; I. samara; J. nut of samara, abaxial view, to show carpophore. Scale bar equivalents: A, 3 cm; B, C, 6 mm; D, 8.6 mm; E, 4.3 mm; F, 1.5 mm; G, 3 mm; H, 1 mm; I, 1.5 cm; J, 6 mm. Based on: A–I, *Schinini 14735*, MICH; J, *Maguire & Maguire 40235*, MICH.

***B. acapulcensis* (Rose) W. R. Anderson & C. Davis (Fig. 5):** northwestern South America, common in Central America, occasional in Oaxaca and Guerrero in tropical deciduous forest.

***B. cornifolia* (Kunth) W. R. Anderson & C. Davis:** northwestern South America, common in Central America, occasional in Chiapas, Veracruz, and Oaxaca in tropical deciduous forest and more mesic forest.

These two species are closely related, but unless one wants to suggest that they diverged in Mexico (and given their rarity in Mexico that seems unlikely) they must have reached Mexico independently and thus should be considered two Mexican lineages.

***Bunchosia* (Fig. 6):** approximately 75 species of trees and shrubs, bird-dispersed by fleshy berries; South America, Central America, Mexico, and the West Indies (Anderson et al., 2012). The latest phylogenetic tree for Malpighiaceae (Davis & Anderson, 2010) does not establish where the genus originated, but it is noteworthy that the sister genus, *Thryallis*, is limited to southeastern Brazil and adjacent Paraguay and Bolivia (C. Anderson, 1995). There are at least 20 species of *Bunchosia* in southern Mexico, over half of them endemic, the rest also in Central America and two also in the West Indies; they occupy diverse habitats, from open dry shrubby associations and tropical deciduous forests to mesic and wet forests. The uniform morphology of *Bunchosia* does not permit me to recognize obvious groups at this time, as in some other genera (e.g., *Heteropterys*, see below), and so it is impossible to say whether the assemblage of Mexican species descended from a single immigrant or from several immigrants. Consequently, I am forced for the present to consider the Mexican species of *Bunchosia* a single lineage, but it will not be surprising if future studies establish that *Bunchosia* in Mexico comprises more than one lineage.

***Byrsonima*:** approximately 130 species of trees, shrubs, and subshrubs, bird-dispersed by fleshy drupe-like fruits. Most species are South American, but there are a few species in Central America, Mexico, and the Caribbean (including southernmost Florida). *Byrsonima* is in the *Byrsonima* clade; its two sister genera, *Blepharandra* and *Diacidia*, are wholly South American, as is the *Acmanthera* clade, sister to the *Byrsonima* clade (Davis & Anderson, 2010). There are two species of *Byrsonima* in Mexico; they are not closely related.

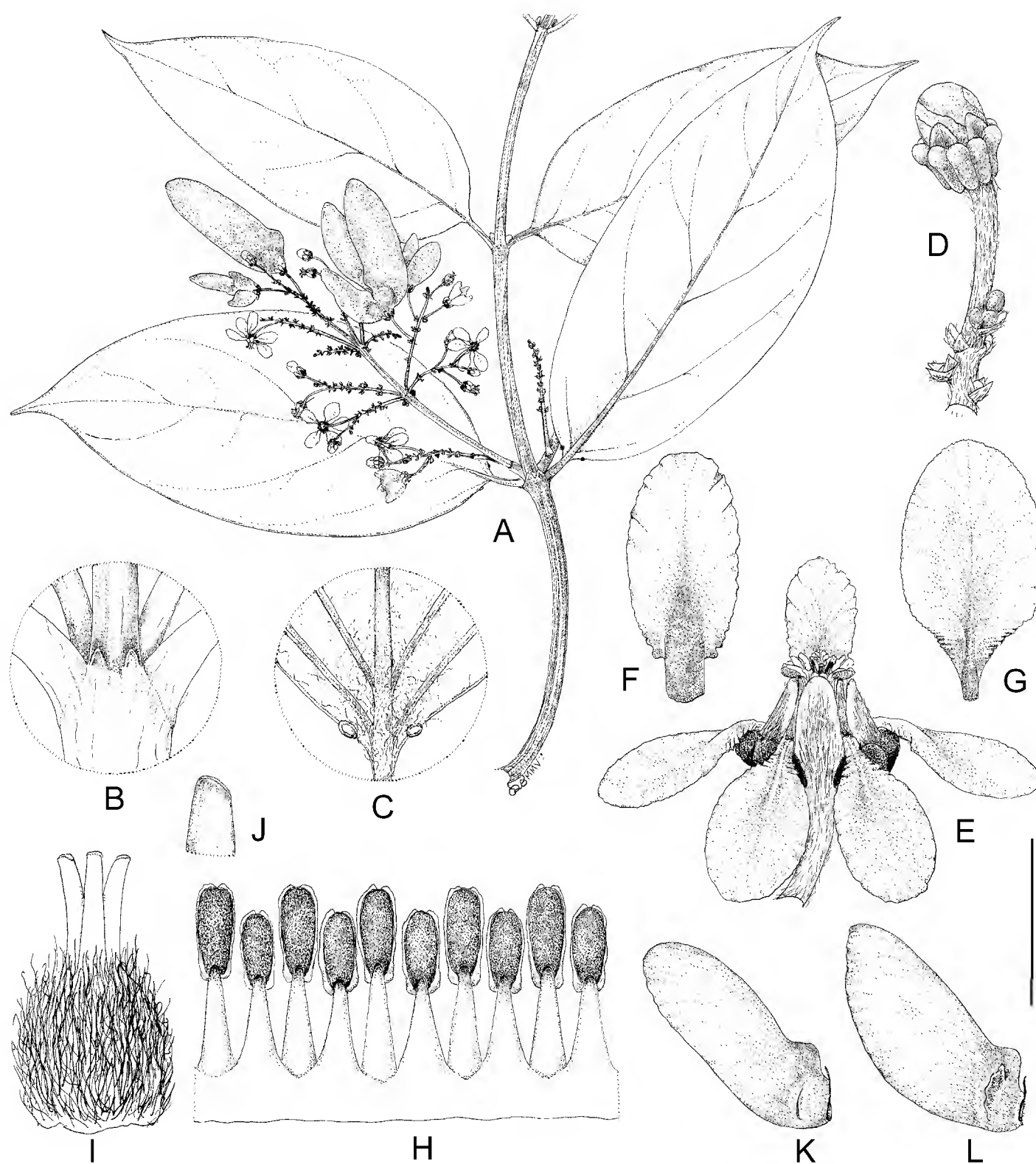


Fig. 5. *Bronwenia acapulcensis*. A. branch with flowers and fruits; B. node with interpetiolar stipules; C. base of lamina, abaxial view; D. flower bud and portion of inflorescence axis; E. flower, posterior petal uppermost; F. posterior petal, abaxial view; G. lateral petal, abaxial view; H. androecium laid out, abaxial view, stamen above letter "H" opposite posterior petal; I. gynoecium; J. apex of style; K. samara with crest on side of nut; L. samara with winglet on side of nut. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 4 mm; C, D, 8 mm; E, 5.7 mm; F, G, 4 mm; H, I, 2 mm; J, 1 mm; K, L, 2 cm. Based on: A, E–K, *Burnham 977*, MICH; B–D, *Burnham 976*, MICH; L, *Almeda 3983*, MICH.

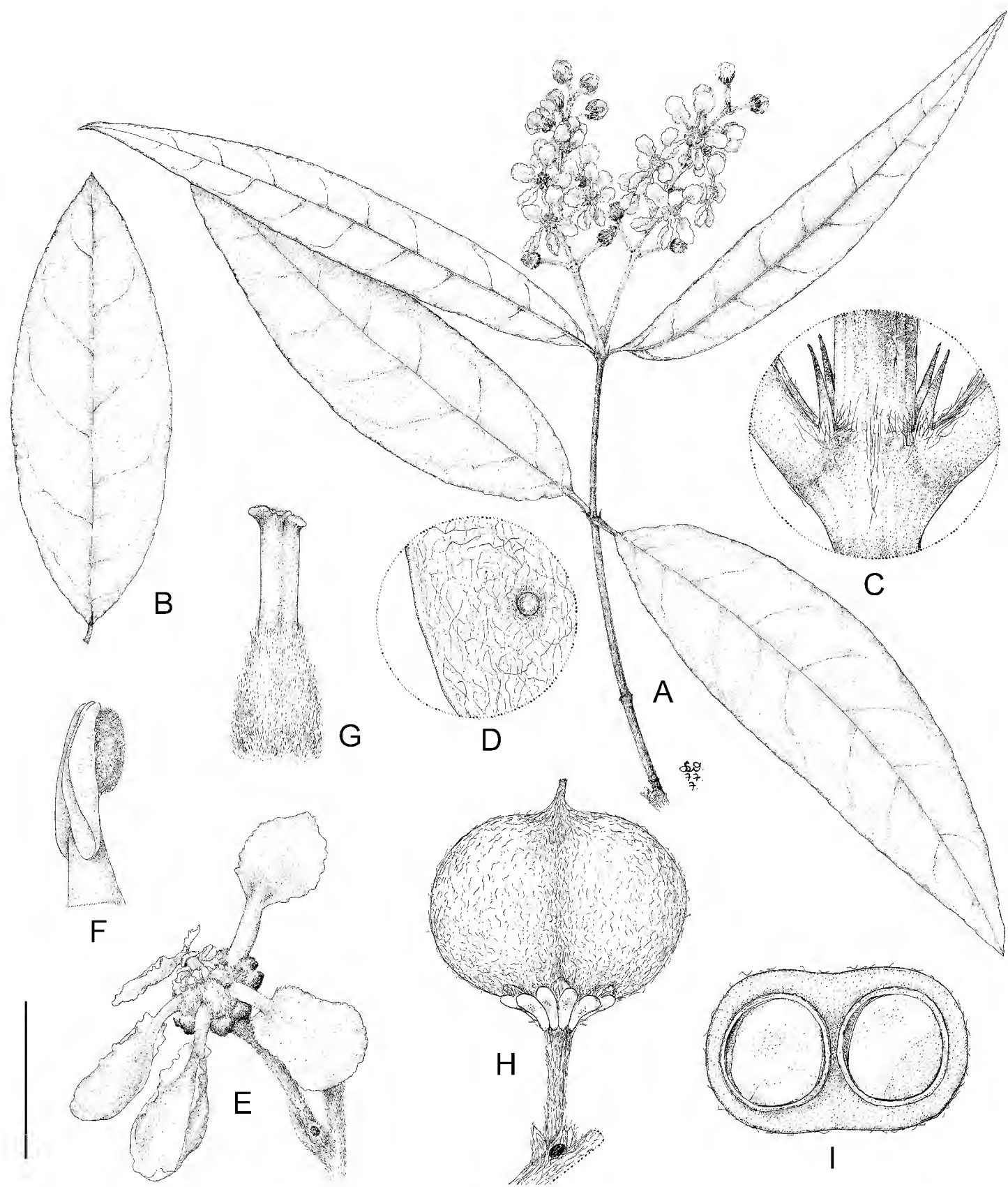


Fig. 6. *Bunchosia mcvaughii* W. R. Anderson. A. flowering branch; B. detached smaller leaf from same plant; C. node with epipetiolar stipules; D. abaxial leaf surface to show gland; E. flower, posterior petal uppermost; F. anther; G. gynoecium; H. fruit; I. cross-section of fruit. Scale bar equivalents: A, B, 4 cm; C, 4 mm; D, 2 mm; E, 1 cm; F, 2 mm; G, 3.3 mm; H, I, 1 cm. Based on: A–G, *McVaugh 25107*, MICH; H, I, *Pérez J. 1704*, MICH.

***B. bucidifolia* Standl. (Fig. 7):** endemic to the Yucatán Peninsula of Mexico (Campeche, Quintana Roo, Yucatán) and adjacent Belize and Guatemala, often in tropical deciduous forest but also in more mesic habitats. The petals are white and pink or red (probably white turning pink and then red in age), and the connectives of the anthers do not exceed the locules at the apex; those characters suggest a relationship with the Caribbean species *B. lucida* (Mill.) DC., and it is possible that *B. bucidifolia* descended from a Caribbean ancestor, but similar characters are not rare among the many South American species of this genus, so caution is in order until we can obtain molecular sequences for *B. bucidifolia*. See also the discussion of *Eoglandulosa* below, preceding the Conclusions.

***B. crassifolia* (L.) Kunth:** a species or species-complex that is very widespread in South America, Central America, southern Mexico, and the West Indies. Related species are all South American; the taxonomy of the yellow-flowered species of *Byrsonima* is exceedingly difficult and needs a great deal of work. In Mexico *B. crassifolia* inhabits diverse habitats, from dry to mesic, and is often prominent in shrubby savannas.

***Calcicola* (Fig. 8):** two species of shrubs, wind-dispersed by winged samaras, endemic to central, seasonally dry Mexico from Coahuila to Oaxaca, growing in open deciduous woods, thorn-scrub, or desert scrub on rocky or sandy limestone slopes (Anderson & Davis, 2007). This genus is sister to *Malpighia* and a large group of Old World genera, with *Mascagnia* sister to the whole clade (Davis & Anderson, 2010), and its morphology reflects that position (Anderson et al., 2012). It is probably descended from a mascagniid ancestor that came originally from South America; see discussion below under *Malpighia* and *Mascagnia*.

***Callaeum* (Fig. 9):** 11 species of South America, Central America, and Mexico, woody vines, all but one South American species wind-dispersed by winged samaras (Johnson, 1986; Anderson et al., 2012). There are three South American species, one species found only in northern Central America except for a single collection from Chiapas [*C. nicaraguense* (Griseb.) Small], one species in southern and southeastern Mexico and northern Central America [*C. malpighioides* (Turcz.) D. M. Johnson], and six species endemic to Mexico and adjacent Texas. The sister to *Callaeum* is the South American genus *Alicia* (Davis & Anderson, 2010), which suggests that the genus may have originated in South America, but the resolution within *Callaeum* in our phylogenetic tree is weak, so it is not possible to say much more about the origins

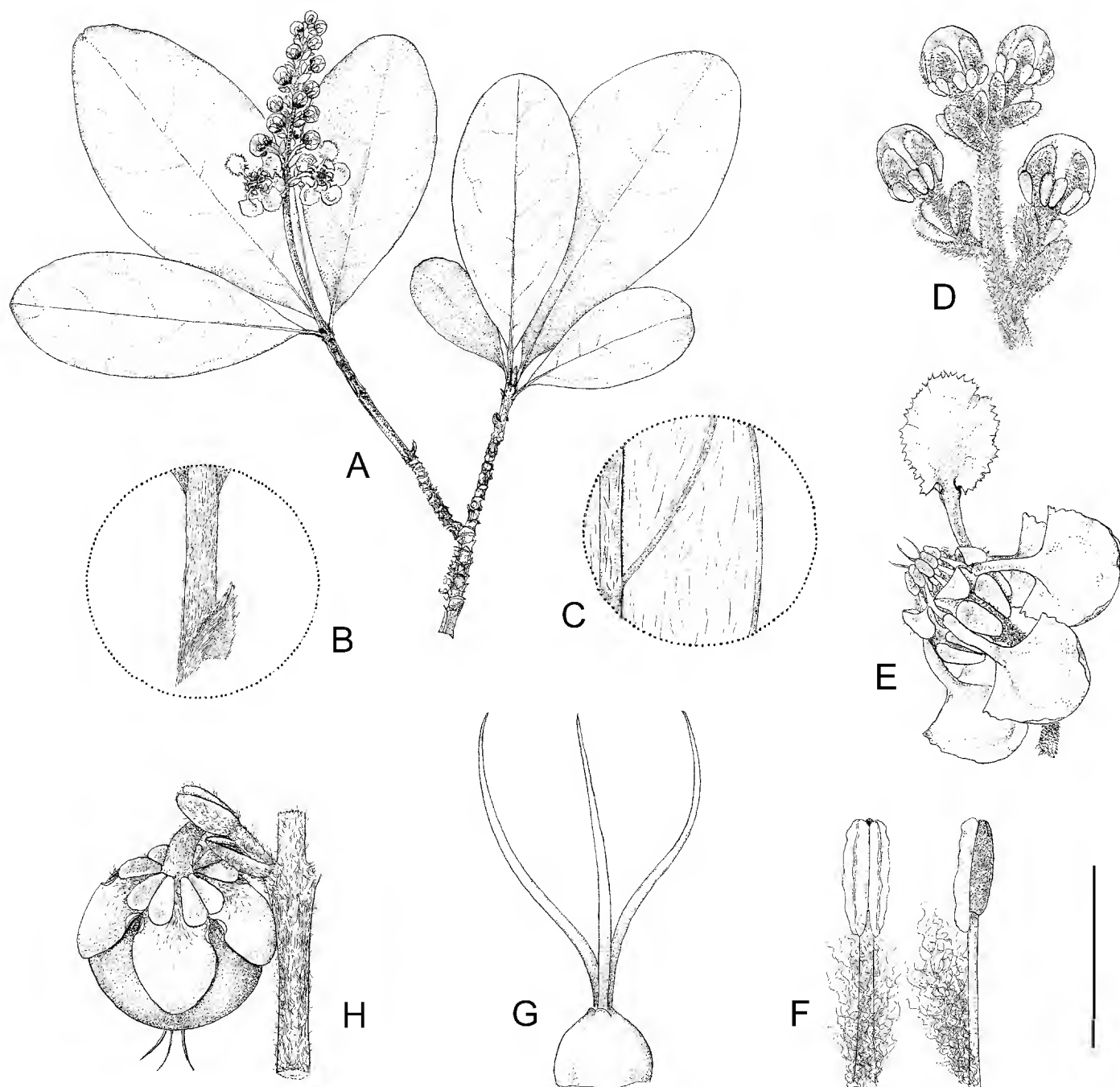


Fig. 7. *Byrsonima bucidifolia*. A. flowering branch; B. stipules on inner base of petiole; C. abaxial leaf surface to show persistent hairs; D. flower buds; E. flower, lateral view, posterior petal uppermost; F. stamens, adaxial view (left) and lateral view (right); G. gynoecium; H. fruit. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, C, 4 mm; D, E, 8 mm; F, G, 2.7 mm; H, 1 cm. Based on: A–C, *Lundell & Lundell 7772*, MICH; D–G, *Lundell & Lundell 7448*, MICH; H, *Davidse et al. 20622*, MICH.

of the Mexican species at this time. They are best treated as a single lineage for now, but the present structure of our phylogenetic tree suggests that *Callaeum* may have reached Mexico twice. The widespread and common Mexican species occur most often in tropical deciduous forests and other open, seasonally dry habitats, but also in more mesic and even wet forests, especially in southeastern Mexico.

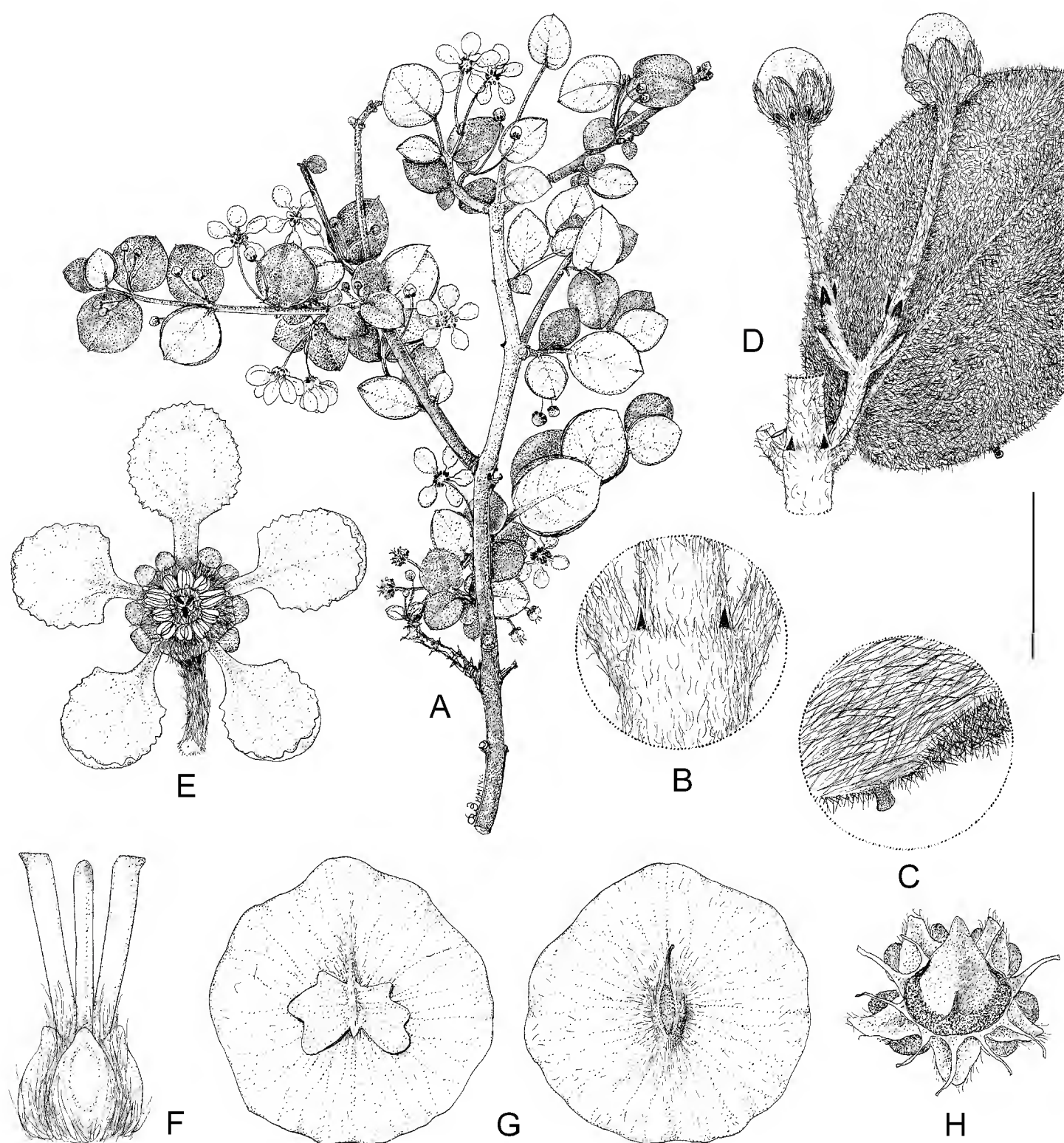


Fig. 8. *Calcicola parvifolia* (A. Juss.) W. R. Anderson & C. Davis. A. flowering branch; B. node with interpetiolar stipules; C. edge of lamina with marginal gland, abaxial view except where turned to show adaxial vestiture; D. node and leaf (adaxial view) with axillary inflorescence; E. flower, posterior petal uppermost; F. gynoecium, anterior style in center; G. samaras, abaxial view (left) and adaxial view (right); H. old flower after fall of samaras, pyramidal torus in center, surrounded by lobed disc. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, C, 4 mm; D, E, 8 mm; F, 2 mm; G, 1 cm; H, 4 mm. Based on: A, D–F, *Breckon et al.* 2343, MICH; B, C, *Schoenwetter JSOX-91*, MICH; G, *García M.* 3297, MICH; H, *McVaugh* 24000, MICH.

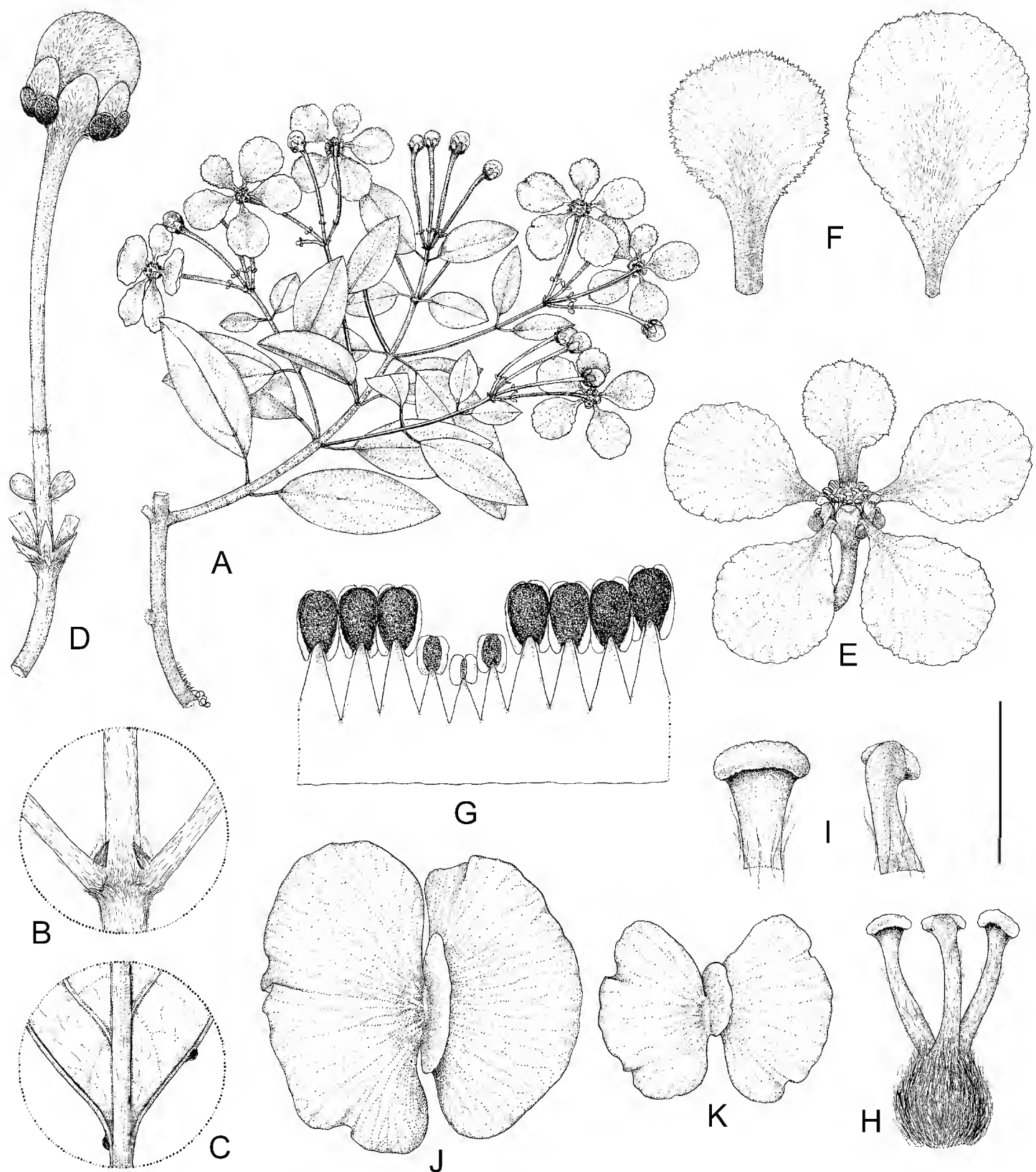


Fig. 9. *Callaeum septentrionale* (A. Juss.) D. M. Johnson. A. flowering branch; B. node with epipetiole stipules; C. base of lamina, abaxial view, showing marginal glands; D. flower bud in umbel; E. flower, posterior petal uppermost; F. petals, abaxial view, posterior petal (left) and lateral petal (right); G. androecium laid out, abaxial view, the smallest stamen opposite posterior petal; H. gynoecium; I. distal portion of styles, adaxial view (left) and abaxial view (right); J. samara, abaxial view; K. samara, abaxial view. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, C, 4 mm; D, 8 mm; E, 1.3 cm; F, 8 mm; G, H, 2.7 mm; I, 1.3 mm; J, K, 2.7 cm. Based on: A–I, *Daniel 287*, MICH; J, *Anderson 13314*, MICH; K, *Anderson & Laskowski 4078*, MICH.

***Carolus*:** six species, four endemic to South America, one endemic to Panama, and one distributed from South America to Mexico. *Carolus* is embedded in a clade comprising two Old World genera (*Flabellariopsis* and *Hiptage*) and two South American genera (*Dicella* and *Tricomaria*); it is not morphologically similar to either group (Davis & Anderson, 2010; Anderson et al., 2012). The evidence, such as it is, suggests an origin in South America.

***C. sinemariensis* (Aubl.) W. R. Anderson (Fig. 10):** a woody vine, in most populations dispersed by winged samaras, in northern South America, Central America, and at scattered localities across southern Mexico, mostly in mesic forests or secondary associations, but sometimes also in tropical deciduous forest.

***Christianella*:** five species, all vines and wind-dispersed by winged samaras (W. Anderson, 2006); four are found only in South America, the fifth is found only in Central America and Mexico. *Christianella* is sister to the other six genera of the *Christianella* clade, all limited to South America and southern Central America except for the African genus *Flabellaria* and the genus *Callaeum*, which is discussed above.

***C. mesoamericana* (W. R. Anderson) W. R. Anderson (Fig. 11):** known from five collections from Panama, Costa Rica, and Guatemala and one from Chiapas; the habitat, so far as it is known, is “mixed forest.”

***Cottsia* (Fig. 12):** three species endemic to the deserts of northern Mexico and adjacent United States, all vines wind-dispersed by winged samaras (Anderson & Davis, 2007; Anderson et al., 2012). *Cottsia* is sister to the rest of the *Aspicarpa* clade [*Camarea*, South American; *Janusia*, South American; *Aspicarpa* s. l., South American; and *Aspicarpa* s. str./*Gaudichaudia*, Mexican], but no lineage is known that could have been directly ancestral to *Cottsia*. Sister to the *Aspicarpa* clade is the *Cordobia* clade (*Mionandra*, *Cordobia*, *Gallardoa*, and *Peixotoa*), all South American (Anderson & Davis, 2007; Davis & Anderson, 2010; Anderson et al., 2012). It is difficult to escape the conclusion that the ancestor of *Cottsia* must have travelled via long-distance dispersal from southern South America to northern Mexico, quite independently of the ancestor of *Aspicarpa*/*Gaudichaudia* (Anderson & Davis, 2007).

***Diplopterys*:** 31 species, all but one mostly South American with two of those reaching Panama or Costa Rica (Gates, 1982; Anderson & Davis, 2006). *Diplopterys* is in

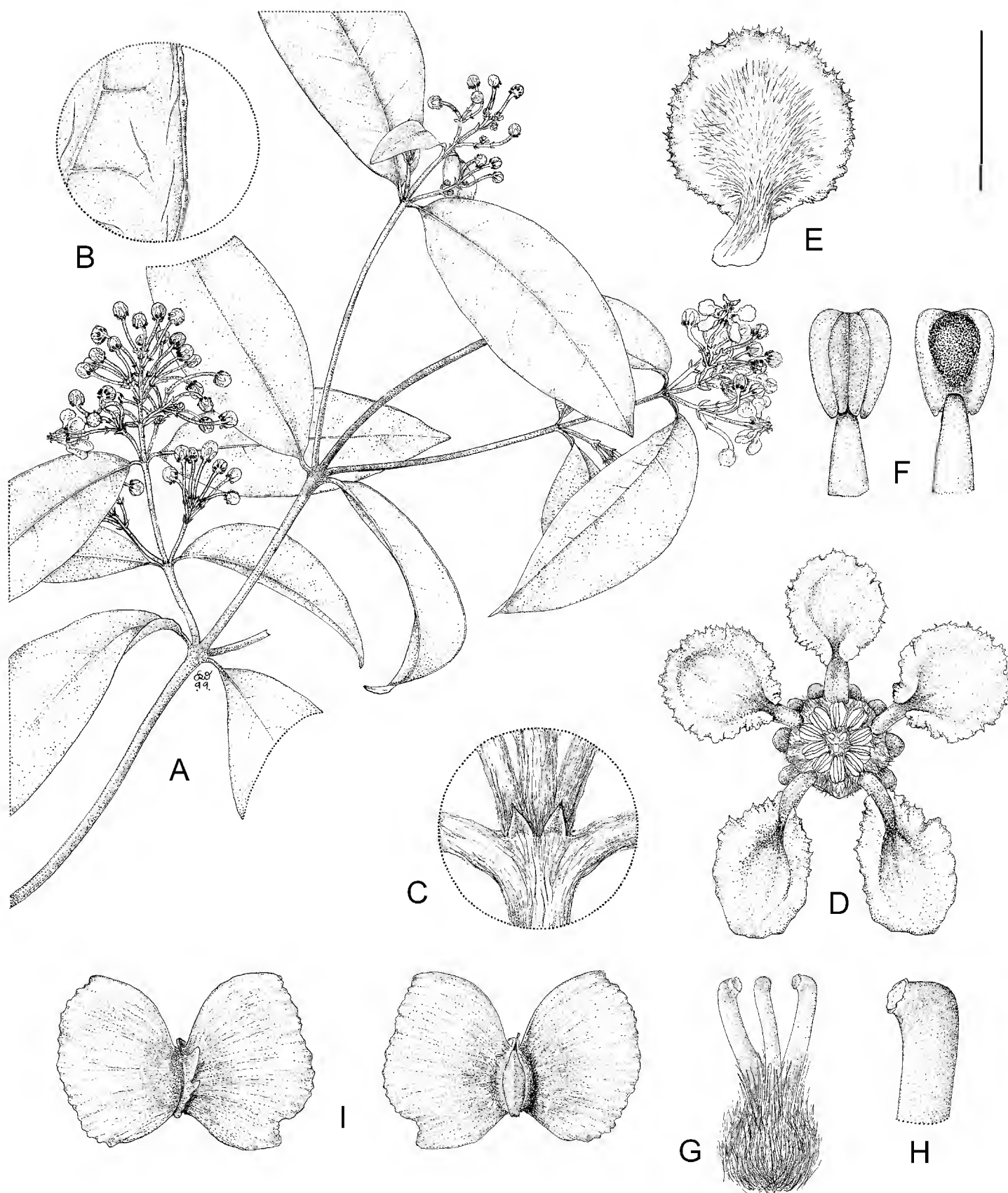


Fig. 10. *Carolus sinemariensis*. A. flowering branch; B. abaxial margin of lamina; C. node with stipules; D. flower, posterior petal uppermost; E. lateral petal, abaxial view; F. anthers, adaxial view (left) and abaxial view (right); G. gynoeceum; H. apex of style; I. samaras, abaxial view (left) and adaxial view (right). Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, C, 4 mm; D, 7 mm; E, 4 mm; F, 2 mm; G, 2.7 mm; H, 1.3 mm; I, 2 cm. Based on: A–H, *Wilbur & Wilbur 2394*, MICH; I, *Cochrane et al. 12331*, MICH.

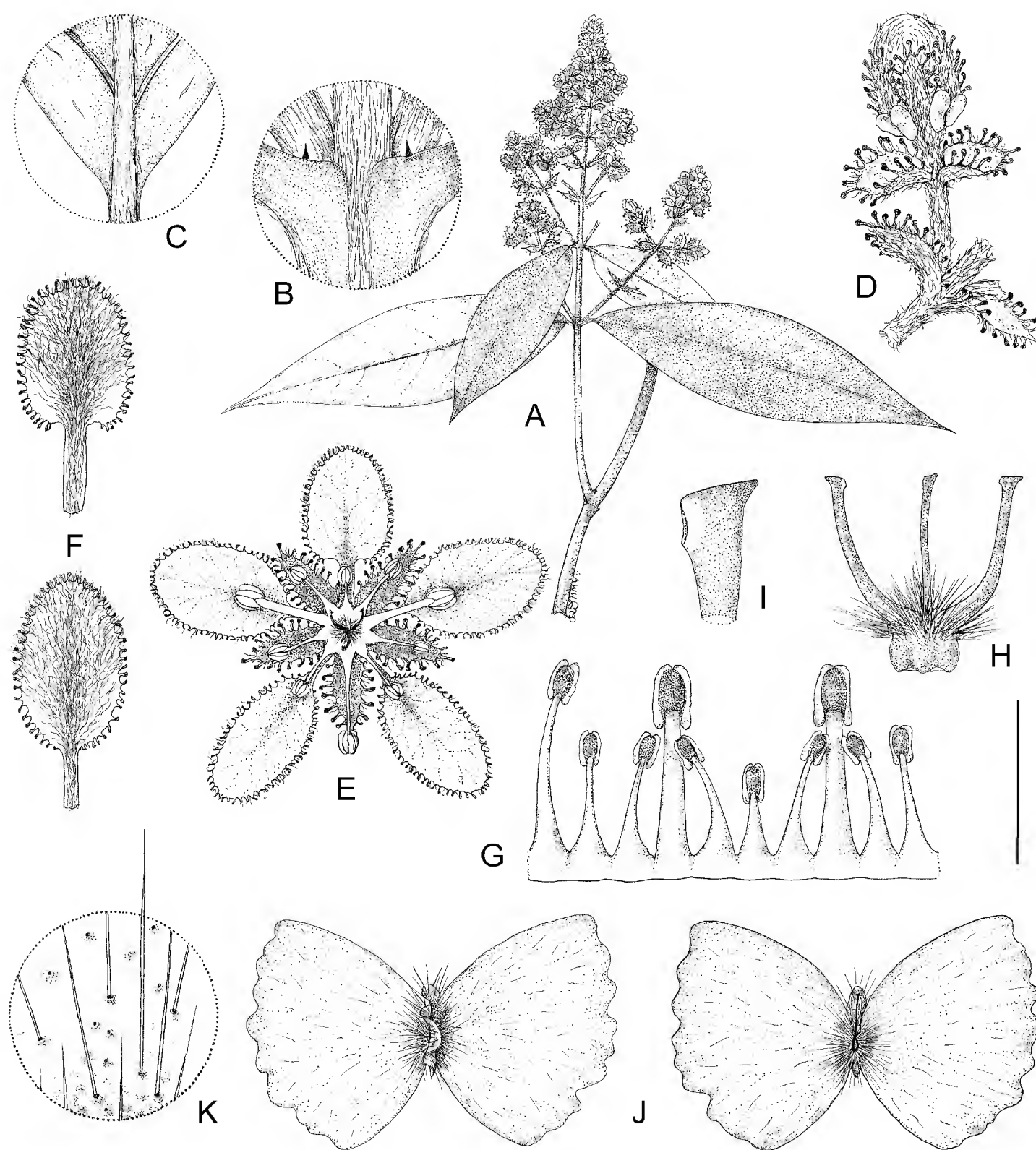


Fig. 11. *Christianella mesoamericana*. A. flowering branch; B. node to show stipules; C. abaxial base of lamina; D. flower bud; E. flower from above, posterior petal uppermost; F. abaxial views of posterior petal (above) and lateral petal (below); G. androecium laid out, abaxial view, the shortest stamen opposite posterior petal; H. gynoecium, anterior style in center; I. apex of style; J. samaras, abaxial view (left) and adaxial view (right); K. hairs on abaxial surface of samara wing. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 2 mm; C, 4 mm; D, E, 8 mm; F, 5.7 mm; G, H, 4 mm; I, 1 mm; J, 2 cm; K, 2 mm. Based on: A, C–H, *Sytsma & D'Arcy* 3278, MICH; B, *Matuda* 18577, F; I–K, *Standley* 87301, F.

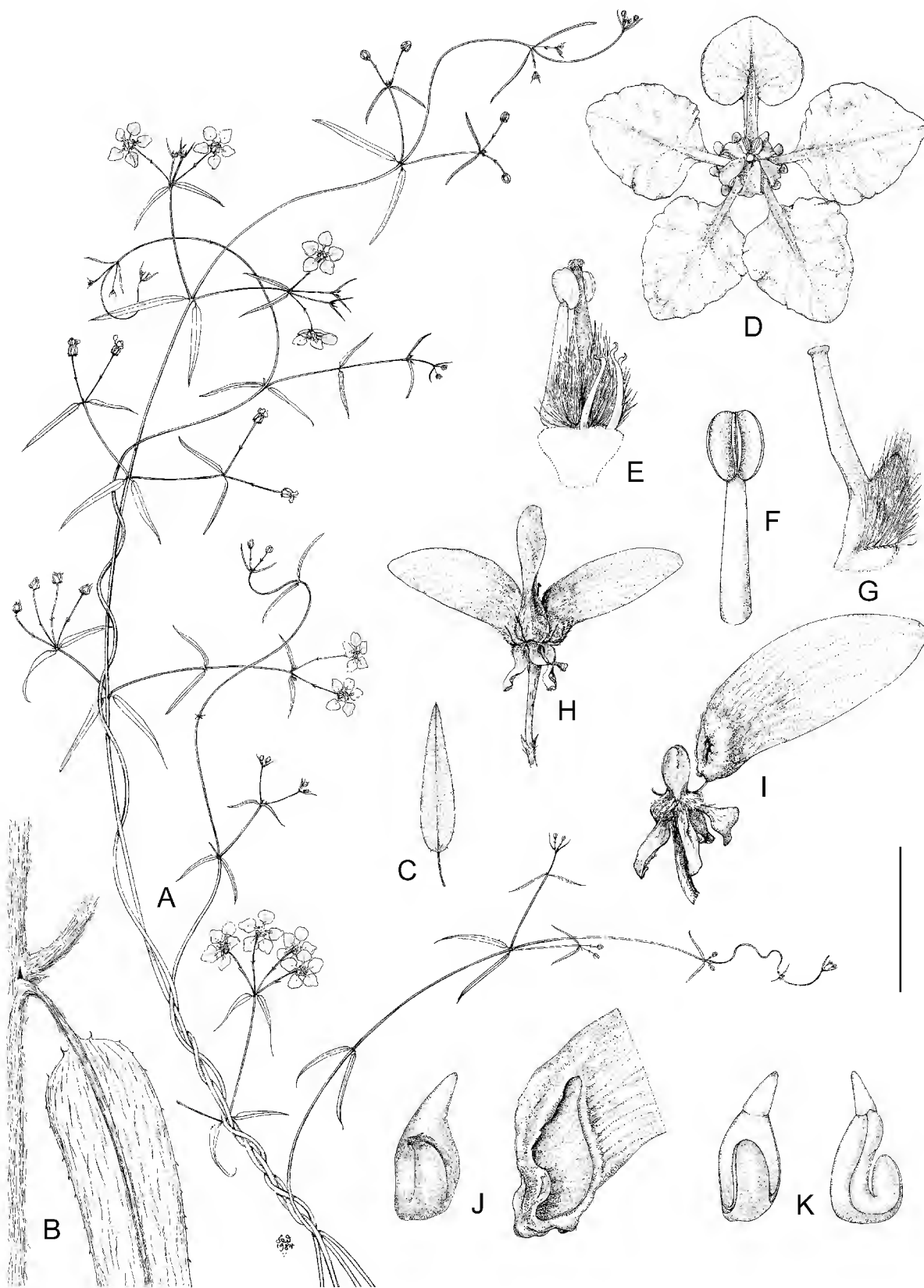


Fig. 12. *Cottisia gracilis* (A. Gray) W. R. Anderson & C. Davis. A. flowering branches; B. base of leaf and adjacent stem to show stipule and marginal processes; C. detached, relatively broad leaf; D. flower, posterior petal uppermost; E. androecium and gynoecium, with two fertile posterior stamens and three anterior staminodes; F. fertile stamen, adaxial view; G. anterior carpel; H. fruit; I. fruit base and torus with one samara attached by carpophore; J. seed (left) and nut of samara in longitudinal section with seed removed (right); K. embryos. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 4 mm; C, 4 cm; D, 5.7 mm; E, 2.9 mm; F, G, 2 mm; H, 1 cm; I, 5.7 mm; J, K, 4 mm. Based on: A, B, *Monson 8*, CAS; C–G, *Anderson 12552*, MICH; H–K, *Anderson & Laskowski 3520*, MICH.

the *Stigmaphyllon* clade and is sister to *Stigmaphyllon* (Davis & Anderson, 2010). The one species not found in South America is endemic to Mexico.

***D. mexicana* B. Gates:** known only from the type, a woody vine collected in primary wet forest in Veracruz. The fruit is unknown; the peculiar bracts and bracteoles are of a type found otherwise in six species that grow only in South America. Among those species two produce wind-dispersed winged samaras and the other four have the wings greatly reduced and the mericarps probably dispersed by water. The ancestor of *D. mexicana* surely came from South America, and it will be a surprise if the fruit, when found, does not break apart into wind-dispersed samaras.

***Echinopterys* (Fig. 13):** two species endemic to Mexico, growing in tropical deciduous forest, desert scrub, and other seasonally dry habitats; shrubs or woody vines, wind-dispersed by bristly fruits. *Echinopterys* is sister to the rest of the *Bunchosia* subclade of the *Bunchosia* clade, while sister to that subclade is the *Tristellateia* subclade, with *Henleophytum* and *Heladena* basal in this subclade (Davis & Anderson, 2010; Anderson et al., 2012). *Henleophytum* is a Cuban endemic that has bristly fruits similar to those of *Echinopterys*. Both of those subclades are strongly supported, so unless bristly fruits are plesiomorphic in the clade, it is difficult to explain their independent appearance in those two genera. Aside from *Henleophytum*, no likely source for the ancestor of *Echinopterys* is known. However, it is interesting to note that the sister of *Henleophytum* is *Heladena*, a genus of South America, so the *ultimate* source of *Echinopterys* was probably South American. *Echinopterys* is one of the most enigmatic and interesting genera of Malpighiaceae endemic to Mexico.

***Galphimia* (Figs. 14, 15):** 26 species, 4 in southern South America and 22 in Mexico, with one of the Mexican species extending into Texas and another extending into Central America as far south as Nicaragua (C. Anderson, 2007). *Galphimia* is a genus of perennial herbs, subshrubs, shrubs, and small trees, occurring throughout Mexico in diverse habitats, both dry and mesic. The fruit breaks apart into small dry cocci that are without wings or any other adaptation for dispersal. Some of the Mexican species (e.g., *G. glauca* Cav.) have the petals persistent and drying below the enlarging fruit, suggesting a possible aid to dispersal, but C. Anderson (pers. comm.) reports that the cocci fall freely at maturity and there is no obvious tendency for the flower to detach with the fruit intact, so she doubts that the dried corolla is actually active in dispersal. Besides, such a dry, persistent corolla is not basal in

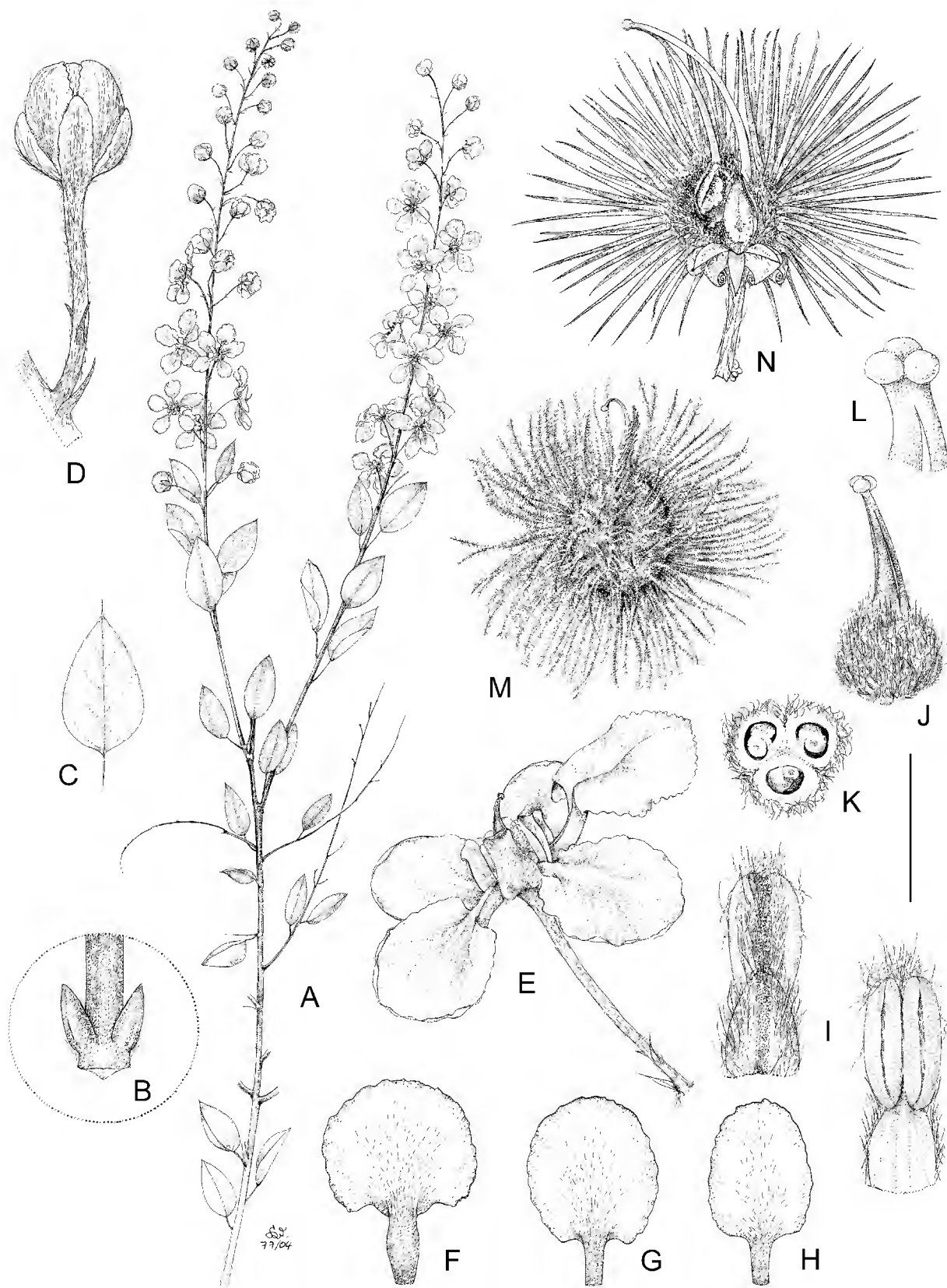


Fig. 13. *Echinopterys*. A–M, *E. eglandulosa* (A. Gray) Small. A. flowering branch; B. base of petiole, adaxial view, to show stipules; C. detached leaf; D. flower bud; E. flower, posterior petal at upper right; F. posterior petal, abaxial view; G. posterior-lateral petal, abaxial view; H. anterior-lateral petal, abaxial view; I. stamens, abaxial view (left) and adaxial view (right); J. gynoecium; K. cross-section of ovary; L. coherent apices of styles; M. mericarp, abaxial view. N, *E. setosa* Brandege. Mature fruit, one mericarp removed, the other two mericarps separating from torus. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 2 mm; C, 4 cm; D, 6.7 mm; E–H, 8 mm; I, 2 mm; J, K, 2.7 mm; L, 1 mm; M, N, 4 mm. Based on: A, B, D, *Feddema* 2370, MICH; C, E–M, *McVaugh* 25850, MICH; N, *Muller* 3281, MICH.

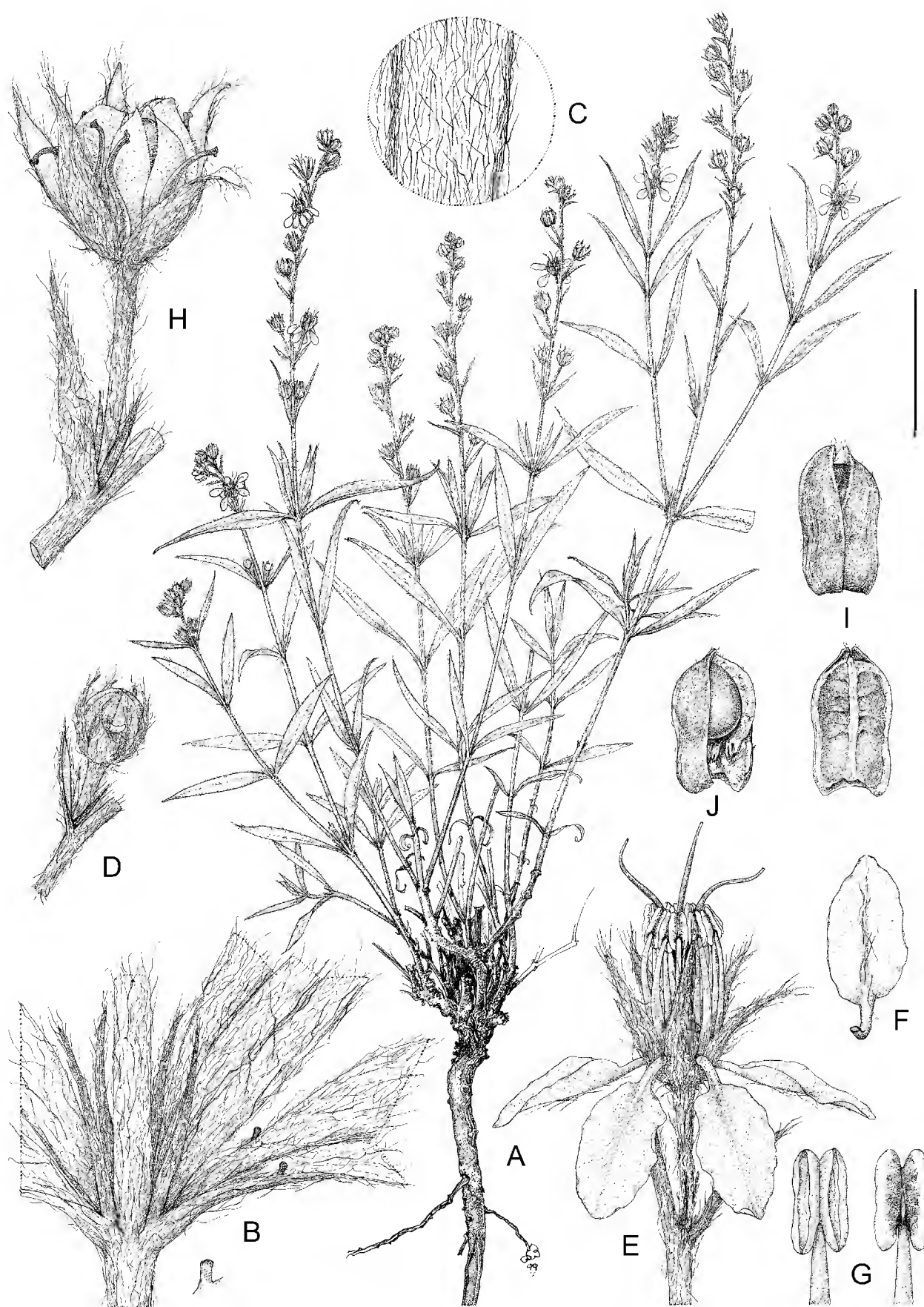


Fig. 14. *Galphimia vestita* S. Watson. A. habit; B. node with stipules (and detached marginal leaf gland); C. abaxial leaf surface; D. flower bud, anterior sepal bent down; E. flower; F. petal, abaxial view; G. anthers, adaxial view (left) and abaxial view (right); H. fruit; I. cocci, abaxial view (above) and adaxial view (below); J. coccus with half of abaxial wall removed. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 4 mm (2 mm); C, 4 mm; D, 5.7 mm; E, F, 5 mm; G, 2 mm; H–J, 4 mm. Based on: A–D, *White 3574* (Sonora), GH; E–J, *Wiggins 7471* (Sonora), DS.

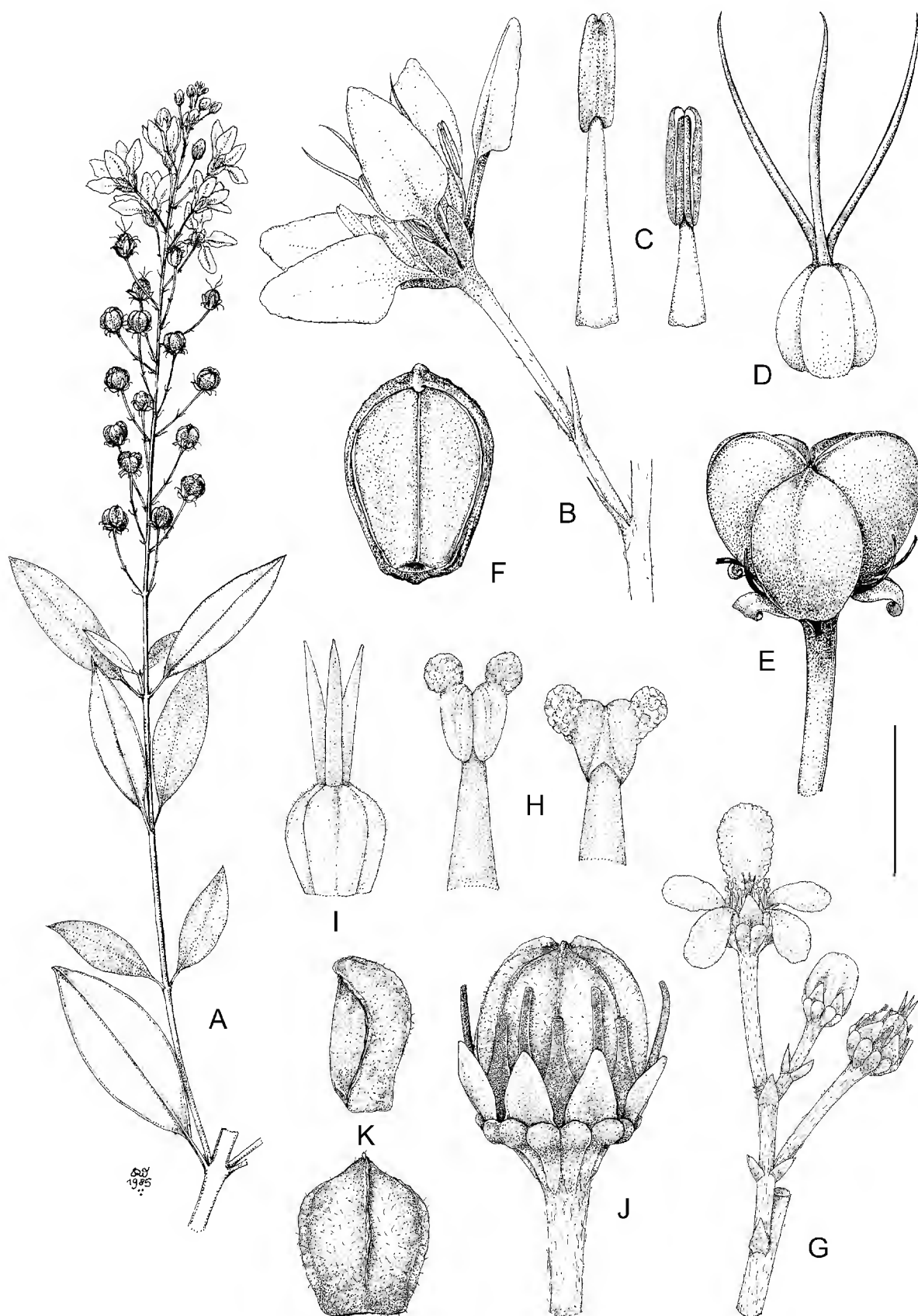


Fig. 15. *Galphimia* and *Verrucularia*. A–F, *G. gracilis* Bartl. A. flowering and fruiting branch; B. flower, lateral view, posterior petal at upper right; C. stamens, abaxial view (left) and adaxial view (right); D. gynoecium; E. intact fruit; F. coccus, adaxial view. G–K, *V. glaucophylla* A. Juss. G. portion of inflorescence; H. stamens, adaxial view (left) and abaxial view (right); I. gynoecium; J. intact fruit; K. cocci, lateral view (above) and abaxial view (below). Scale bar equivalents: A, 3 cm; B, 6 mm; C, D, 3 mm; E, 4.2 mm; F, 3 mm; G, 1 cm; H, I, 1.3 mm; J, K, 4 mm. Based on: A–F, Fryxell & Anderson 3484, MICH; G–I, Harley et al. 25901, MICH; J, K, Carvalho et al. 1036, MICH.

the genus (Davis & Anderson, 2010), so at most the effectiveness of such dispersal would be local within Mexico. The sister of *Galphimia* is *Verrucularia* (W. R. Anderson, 1981; Davis & Anderson, 2010), a genus of two species in southeastern and northern Brazil, which has a similar fruit, so it seems most likely that the ancestor of *Galphimia* migrated to Mexico from South America but it is not at all obvious how that ancestor travelled so far; the Central American species, *G. speciosa* C. E. Anderson, is not basal in the clade (Davis & Anderson, 2010), so its distribution seems most likely to be the result of back-migration from Mexico southward, not a remnant from the northbound ancestor of *Galphimia*. The clade of four species in southern South America, represented in our recent phylogeny (Davis & Anderson, 2010) by *G. brasiliensis* (L.) A. Juss. and *G. platyphylla* Chodat, is sister to a Mexican species, *G. gracilis* Bartl., and that clade is sister to the rest of *Galphimia*, so *Galphimia* in Mexico may represent two lineages, but another way to interpret that tree is that *Galphimia* in Mexico is a single lineage, one representative of which migrated to southern South America and diversified to produce the four species currently there.

Gaudichaudia—See *Aspicarpa/Gaudichaudia*.

Heteropterys: approximately 150 species, mostly South American but also widespread in Central America, Mexico, and the West Indies; one mostly Caribbean species has reached West Africa (Anderson et al., 2012). *Heteropterys* reached Mexico at least four times, with the Mexican species falling into three distinct groups that were recognized by Niedenzu (1928) and our phylogenetic tree (Davis & Anderson, 2010).

***H. brachiata* (L.) DC., *H. cotinifolia* A. Juss., *H. palmeri* Rose, and *H. panamensis* Cuatrec. & Croat (Fig. 16)**: these species represent a large South American group of pink- or pink and white-flowered species called ser. *Rhodopetalis* by Niedenzu (1928), represented in our phylogenetic tree by *H. brachiata* and *H. rufula* A. Juss. (Davis & Anderson, 2010). All four species are woody vines (occasionally shrubby) wind-dispersed by winged samaras. *Heteropterys brachiata* occurs from westernmost South America throughout Central America and is common across central and southern Mexico, where it grows in diverse dry and mesic habitats; *H. cotinifolia* is endemic to Mexico from Sonora to Chiapas, in tropical deciduous forests; *H. palmeri* is endemic to Mexico except for one collection from El Salvador, growing in tropical deciduous forests from Sonora and Sinaloa across southern Mexico to Oaxaca; *H. panamensis* occurs in more or less

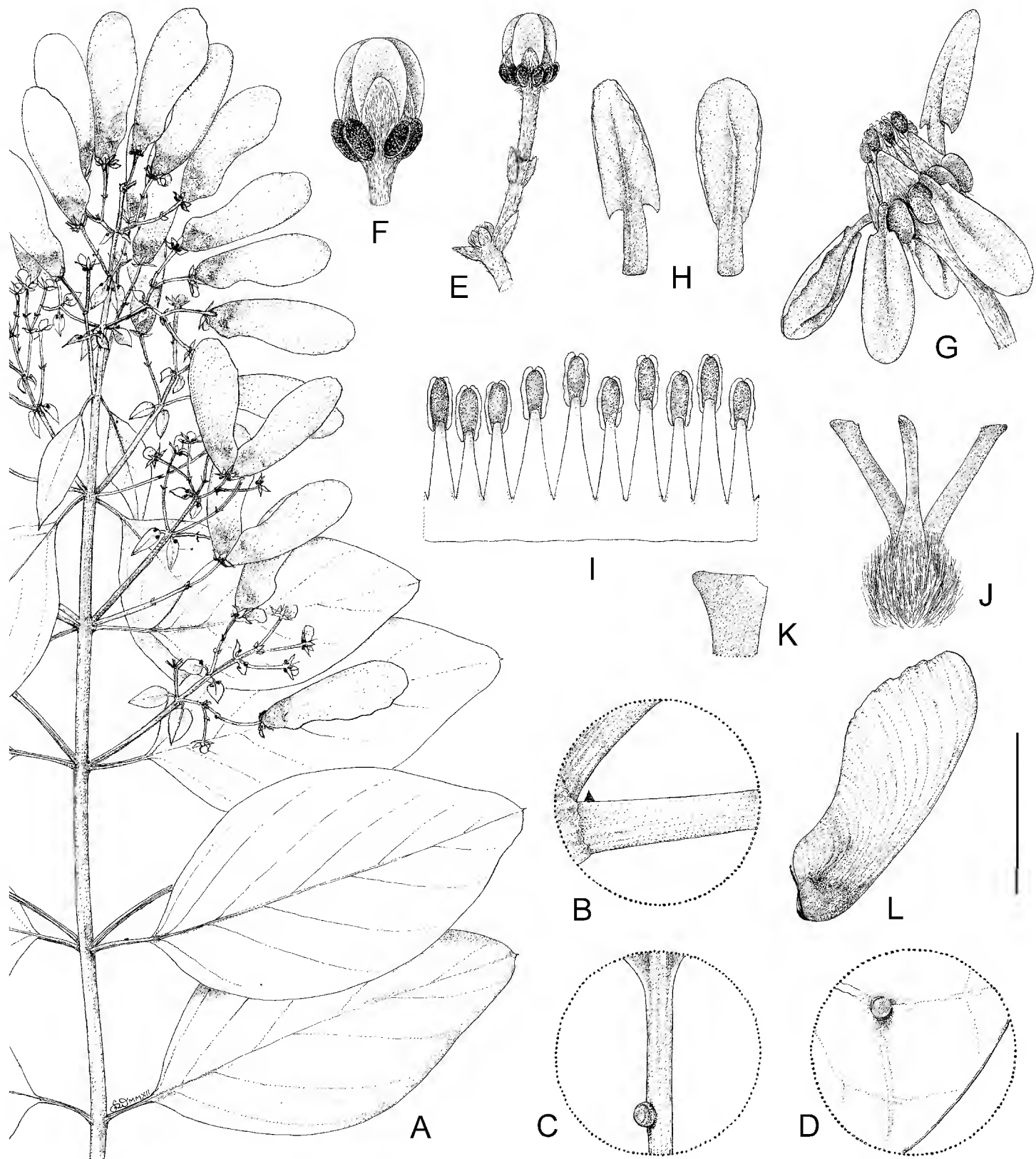


Fig. 16. *Heteropterys cotinifolia*. A. fruiting branch; B. epipetiolar stipule; C. gland on petiole; D. gland on abaxial leaf surface; E. flower bud borne on pedicel and peduncle; F. flower bud enlarged to show keeled petals; G. flower, lateral view, posterior petal uppermost; H. petals, abaxial views, lateral petal (right) and posterior petal (left); I. androecium laid out, abaxial view, stamen second from left opposite posterior petal; J. gynoecium, anterior style in center; K. distal portion of style, lateral view; L. samara. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 4 mm; C–E, 8 mm; F, G, 5.7 mm; H, 5 mm; I, 4 mm; J, 2.7 mm; K, 1 mm; L, 2 cm. Based on: A–D, L, *Anderson & Laskowski 4330*, MICH; E–K, *Flores-Franco et al. 2692*, MICH.

mesic forests from Panama to Nicaragua with three collections from Chiapas. These four species probably represent two lineages in Mexico. The two species endemic to Mexico were most likely derived from *H. brachiata* after its arrival in Mexico, while *H. panamensis* was probably derived from *H. brachiata* in Central America and subsequently invaded Mexico, penetrating only as far as Chiapas.

***H. laurifolia* (L.) A. Juss. and *H. lindeniana* A. Juss. (Fig. 17):** these belong to subg. *Parabanisteria*, a mostly South American group of yellow-flowered species with long, eventually revolute sepals; the subgenus is represented in our phylogenetic tree by *H. byrsonimifolia* A. Juss. and *H. leona* (Cav.) Exell (Davis & Anderson, 2010). *H. laurifolia* is common and widely distributed in western South America, Central America, the West Indies, and across southern Mexico from the Yucatán Peninsula to Sinaloa; it is a woody vine or large shrub sometimes described as a small tree, wind-dispersed by winged samaras, growing in both seasonally dry and more mesic vegetation. *Heteropterys lindeniana* is a shrub or small tree growing usually along streams or in mangrove swamps in the Yucatán Peninsula of Mexico and Belize and in coastal areas of northern Central America; it resembles *H. laurifolia* in most characters but its mericarp has been modified from the wind-dispersed samara of *H. laurifolia* by the nearly complete loss of the dorsal wing, almost certainly as an adaptation to dispersal by water. It seems likely that the two species represent a single lineage, with *H. lindeniana* derived from *H. laurifolia* in Mexico or adjacent Central America.

***H. macrostachya* A. Juss.:** widely distributed in South America and in Central America to Nicaragua; not reported from Honduras or Guatemala but rare in Belize and Chiapas, in diverse habitats but most commonly in mesic or seasonally dry forest, a woody vine (sometimes shrubby) wind-dispersed by winged samaras. This species belongs to a group of yellow-flowered species with the leaves abaxially densely sericeous, mostly limited to eastern and southern Brazil (ser. *Metallophyllis* of Niedenzu, 1928); the group is represented in our phylogenetic tree by six species, including *H. macrostachya* (Davis & Anderson, 2010).

***Hiraea*:** at least 75 species (C. Anderson, pers. comm.), mostly South American but with approximately ten species in Central America, four in Mexico, and one in the Lesser Antilles, the Mesoamerican species all woody vines wind-dispersed by winged samaras. The Mexican species fall into three groups, which could represent either three or four Mexican lineages:

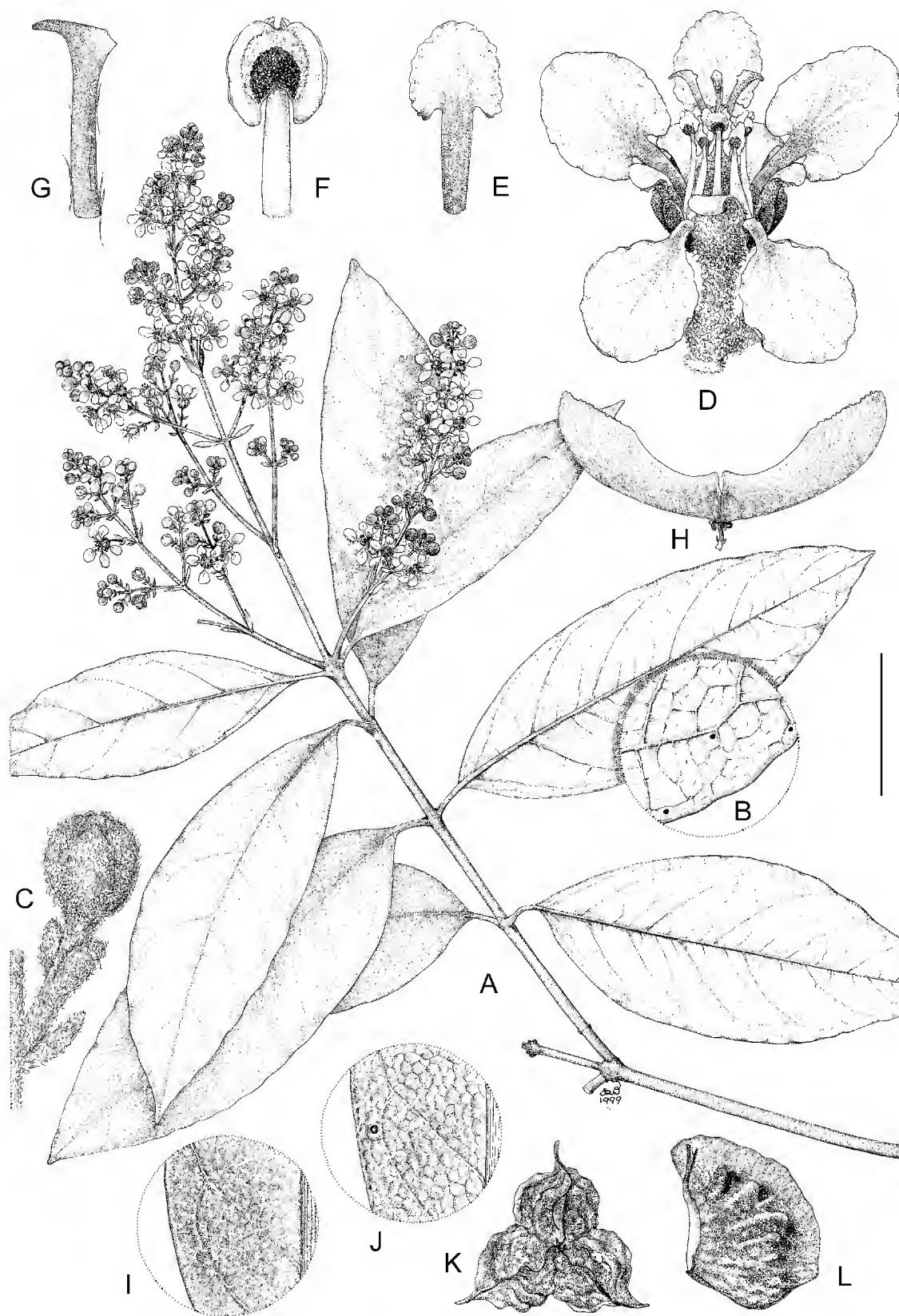


Fig. 17. *Heteropterys*. A–H, *H. laurifolia*. A. flowering branch; B. abaxial leaf surface, enlarged to show venation and glands; C. flower bud; D. flower, posterior petal uppermost; E. posterior petal, adaxial view; F. anther, abaxial view; G. distal portion of style; H. fruit with two samaras developed. I–L, *H. lindeniana*. I. adaxial leaf surface; J. abaxial leaf surface, enlarged to show finely reticulate venation and gland; K. intact fruit from above, with all three mericarps developed; L. mericarp, lateral view. Scale bar equivalents: A, 3 cm; B, 6 mm; C, 3.75 mm; D, E, 3 mm; F, G, 1 mm; H, 2 cm; I, J, 4 mm; K, L, 1 cm. Based on: A–C, *McVaugh 10176*, MICH; D–G, *Lott 1020*, MICH; H, *Téllez 10439*, MICH; I, J, *Gentle 1309*, MICH; K, L, *Whitefoord 2546*, MICH.

***H. barclayana* Benth. and *H. reclinata* Jacq.:** these are sister species with four-flowered umbels, distinguished from each other by different leaf vesture; they grow in both mesic and tropical deciduous forests. *H. reclinata* occurs in northwestern South America, throughout Central America, and in southern Mexico from the Yucatán Peninsula and Veracruz to Jalisco; *H. barclayana* is found from Nicaragua in Central America to Mexico, where it occurs from Chiapas and Veracruz to Nayarit and Sinaloa. They seem most likely to have diverged in Central America and invaded Mexico independently, in which case they represent two Mexican lineages, but it is possible that they diverged in Mexico and should be considered one Mexican lineage.

***H. fagifolia* (DC.) A. Juss.:** this is another species with four-flowered umbels but morphologically quite distinct from the *H. reclinata* complex (C. Anderson, pers. comm.); it is widespread in South and Central America, and known in southeastern Mexico from the Yucatán Peninsula, Chiapas, Oaxaca, and Veracruz. In Mexico and Central America it grows mostly along rivers and in moist forests.

***H. smilacina* Standl. (Fig. 18):** this species has multiflowered umbels and belongs to a large South American complex; it is known from northwestern South America (Ecuador and Colombia), Central America, and southeastern Mexico (Tabasco, Chiapas, Oaxaca, and Veracruz), growing in moist forests.

***Lasiocarpus* (Figs. 19, 20):** approximately four species endemic to tropical deciduous woods in Mexico from Sinaloa to Chiapas; shrubs and trees, wind-dispersed by bristly mericarps. *Lasiocarpus* is sister to the morphologically and ecologically similar genus *Ptilochaeta* of southern South America (Brazil, Paraguay, Argentina, and Bolivia); nothing resembling those two genera or closely related to them is found anywhere between them (Davis & Anderson, 2010). The 2010 phylogenetic tree shows us that the sister to the *Lasiocarpus*/*Ptilochaeta* clade is the morphologically very different *Dinemagonum*/*Dinemandra* clade of Chile. More compelling, perhaps, is the fact that in *Ptilochaeta* the flowers are functionally bisexual as in most Malpighiaceae (including *Dinemagonum* and *Dinemandra*), whereas in *Lasiocarpus* the flowers are functionally unisexual and the species functionally dioecious (W. R. Anderson, unpublished data), so there can be little doubt that *Ptilochaeta* is the less derived of the two genera and the ancestor of *Lasiocarpus* must have migrated from South America to Mexico.

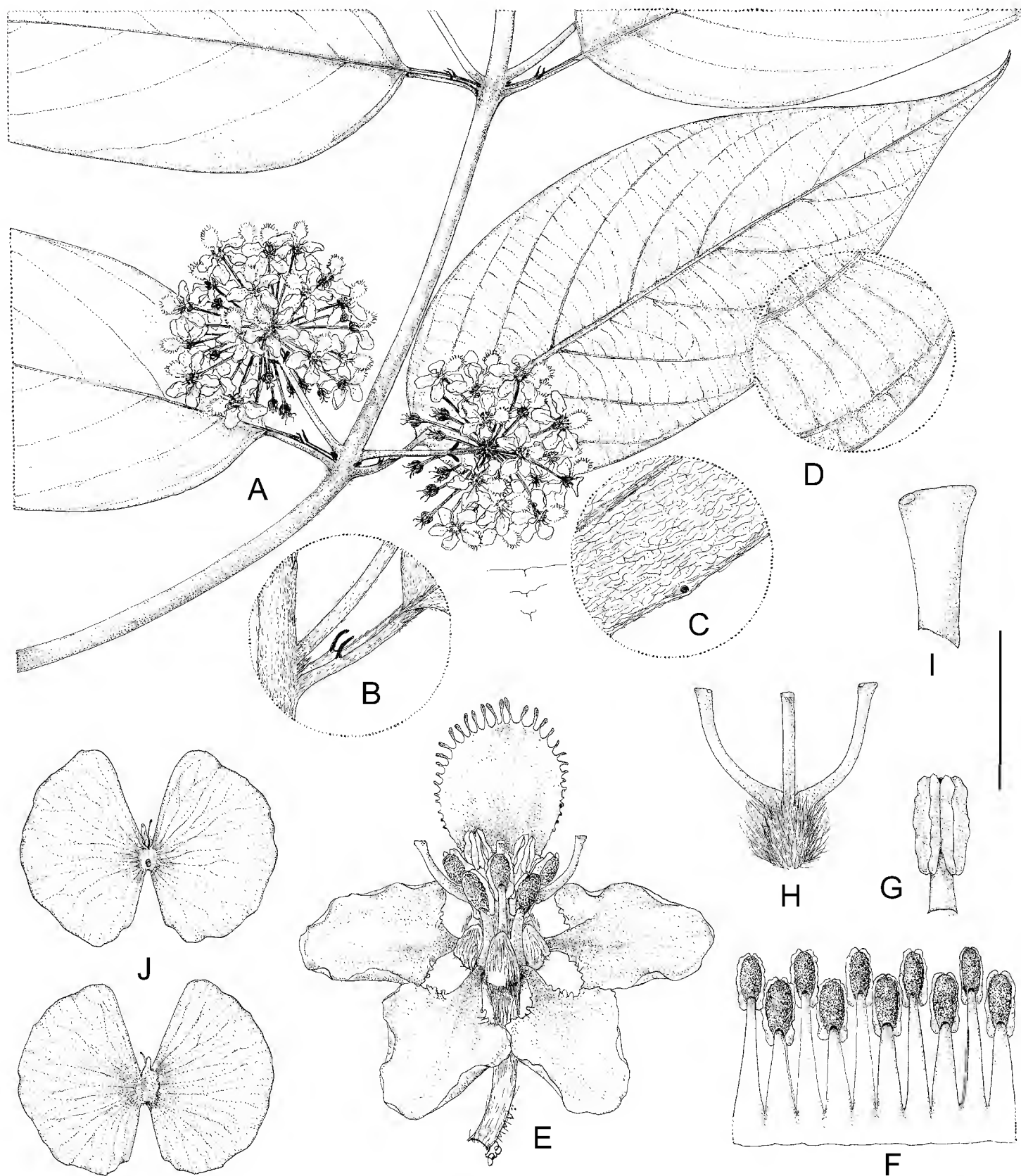


Fig. 18. *Hiraia smilacina*. A. flowering branch; B. petiole with stipules; C. abaxial margin of lamina, showing hairs and marginal gland; D. parallel tertiary veins, abaxial view of lamina; E. flower, posterior petal uppermost; F. androecium laid out, abaxial view, stamen above the letter "F" opposite posterior petal; G. anther, adaxial view; H. gynoecium, anterior style in center; I. distal portion of style; J. samaras, adaxial view (above) and abaxial view (below). Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 2 cm; C, 4 mm; D, 1.3 cm; E, 5.7 mm; F, 4 mm; G, 2 mm; H, 4 mm; I, 1 mm; J, 2.7 cm. Based on: A–I, *Foster 2365*, MICH; J, *Foster 2372*, DUKE.

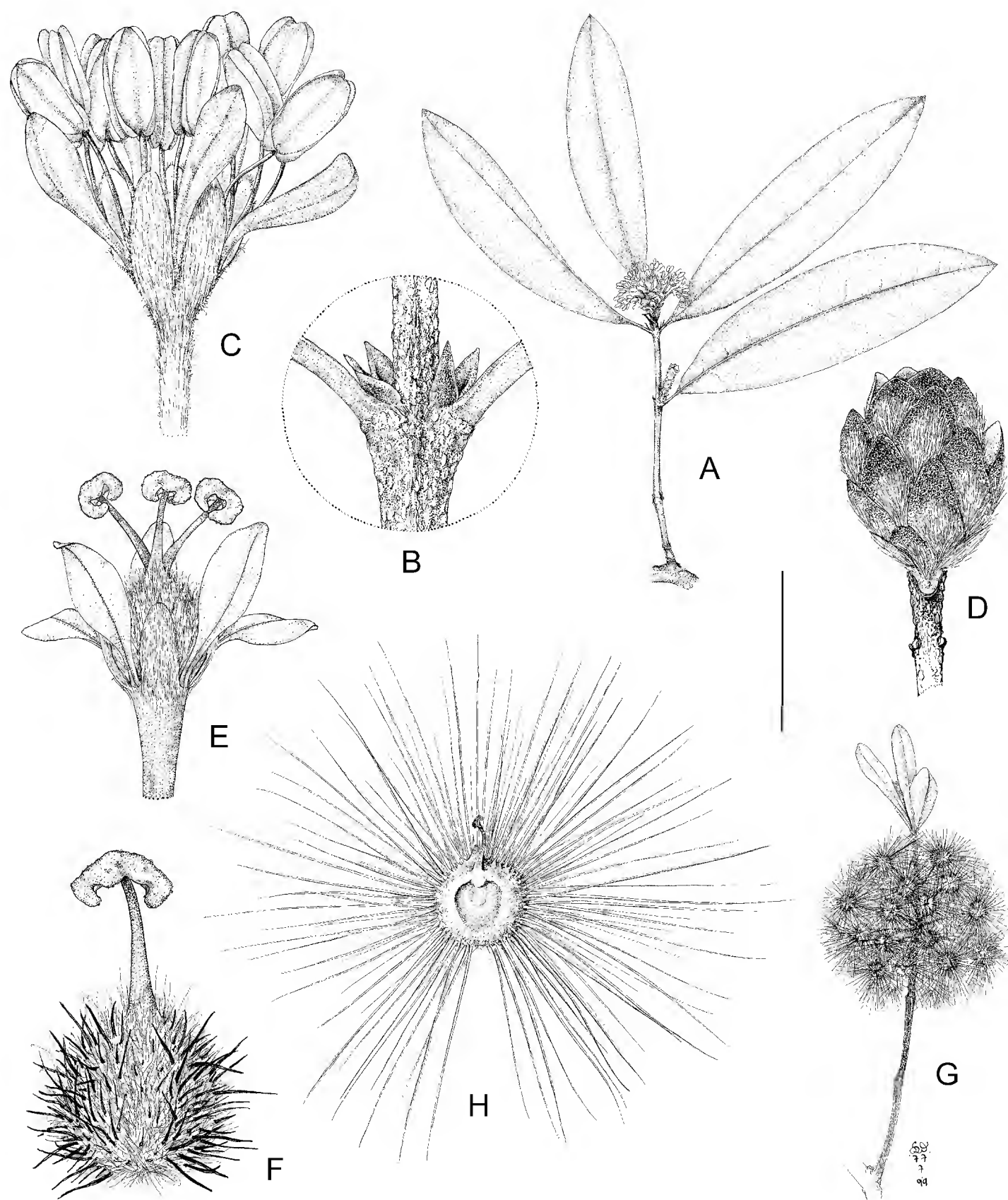


Fig. 19. *Lasiocarpus ferrugineus* H. S. Gentry. A. staminate flowering branch; B. node to show intrapetiolar stipules; C. staminate flower; D. inflorescence in bud with imbricated scales; E. pistillate flower; F. one carpel, abaxial view; G. fruiting branch; H. one mature mericarp, adaxial view. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 4 mm; C, 2.7 mm; D, 4 mm; E, 2.7 mm; F, 2 mm; G, 4 cm; H, 8 mm. Based on: A–C, *McVaugh* 25933, MICH; D, *Anderson & Anderson* 6162, MICH; E, F, *McVaugh* 25862, MICH; G, H, *Anderson & Anderson* 6157, MICH.

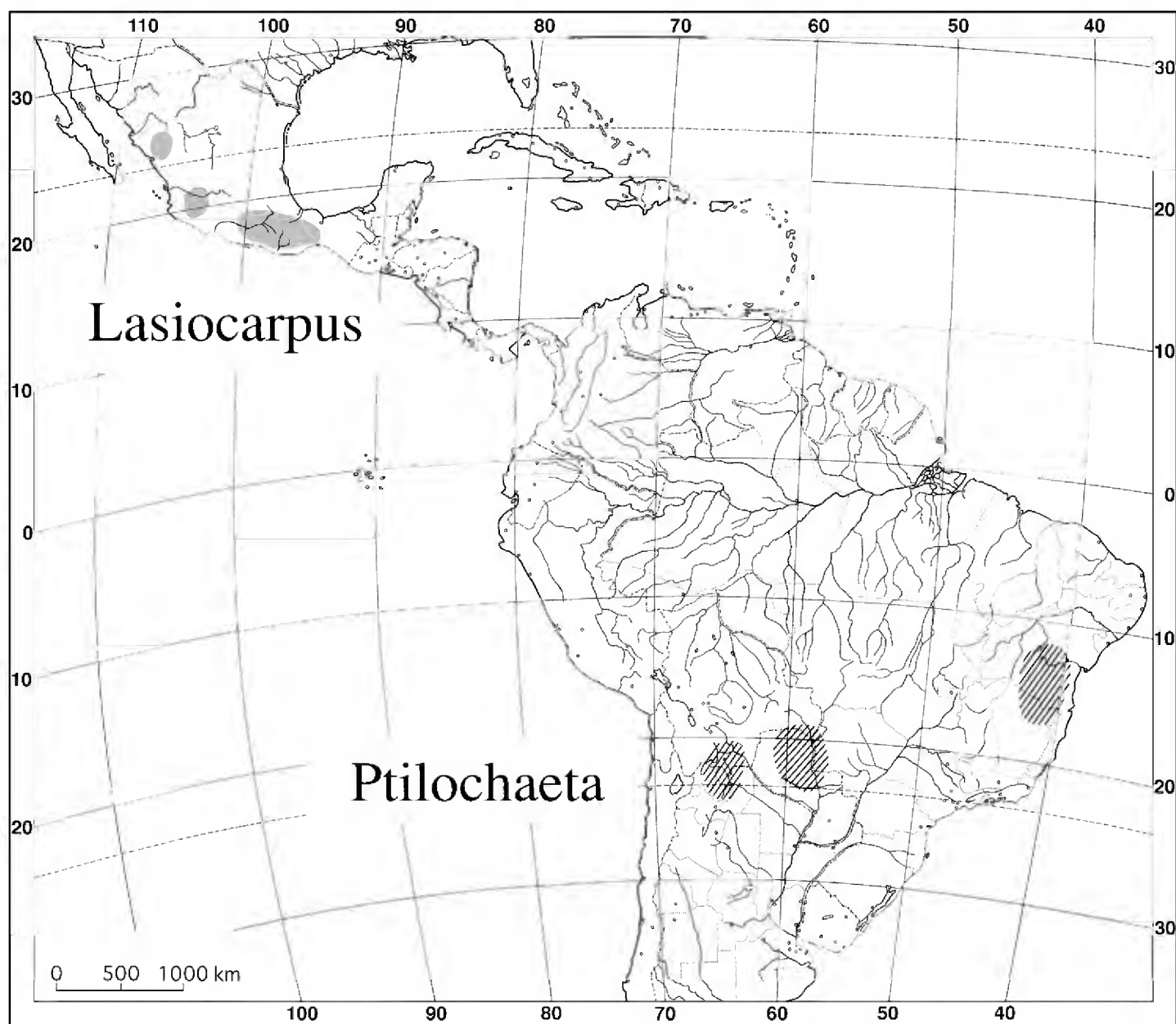


Fig. 20. Distribution of *Lasiocarpus* and *Ptilochaeta*.

Malpighia (Fig. 21): 50 or more species, shrubs and small trees, all but one bird-dispersed by fleshy drupe-like fruits; about half the species grow in Mexico and Central America and the other half in the West Indies, with almost no species occurring in both areas, the one notable exception being the widespread *M. glabra* L. In Mexico the species grow mostly in seasonally dry habitats like tropical deciduous woodland, but some grow also in mesic or even wet forests. The species of Mexico and Central America that have been sequenced form a single clade (Davis & Anderson, 2010). Of approximately 19 species in Mexico, 12 are endemic and seven occur also in Central America; there are four Central American species that do not occur in Mexico. Four Mexican/Central American species extend into northwestern South America. Where *Malpighia* originated is not

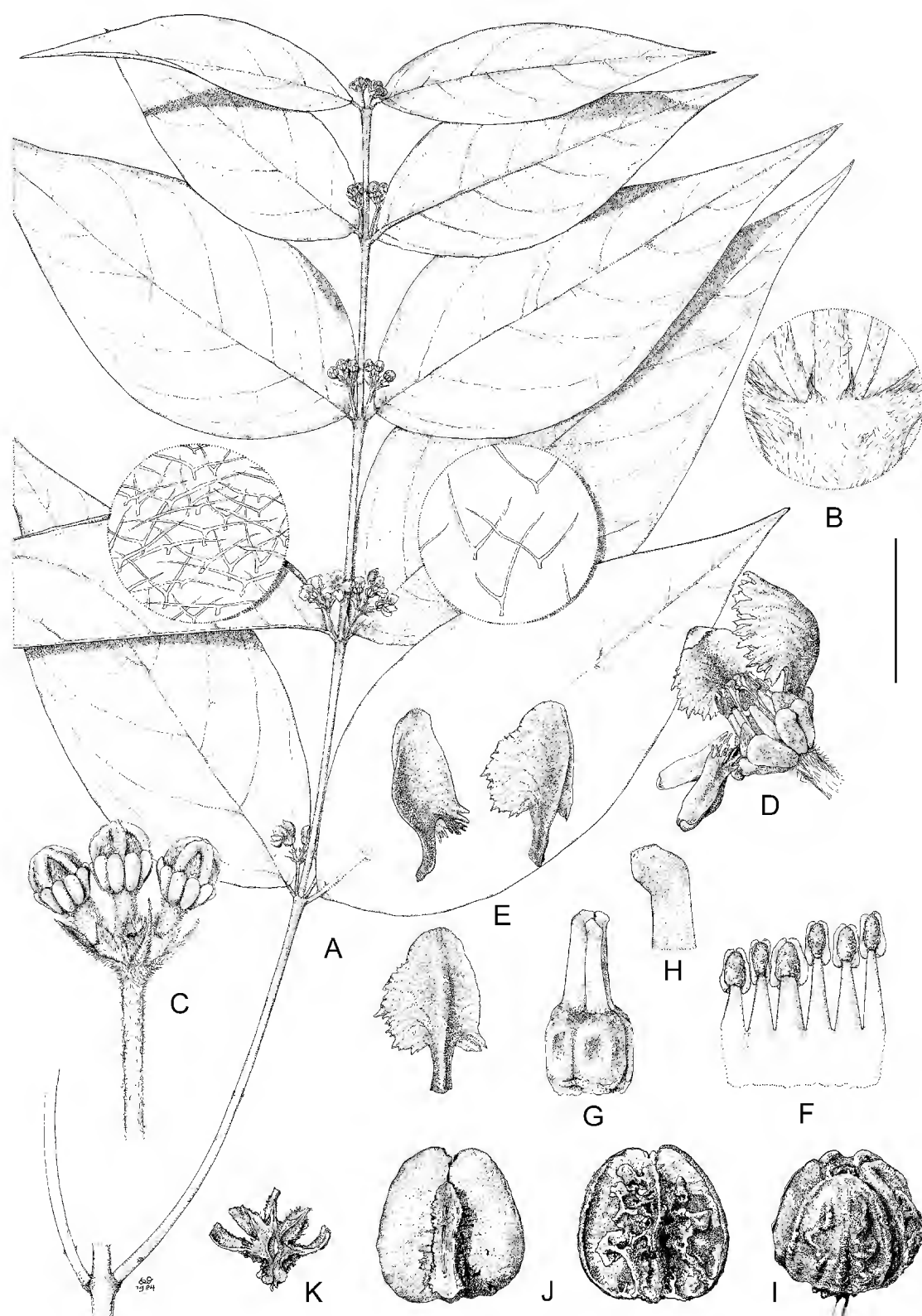


Fig. 21. *Malpighia rzedowskii* W. R. Anderson. A. flowering branch, with enlarged hairs from abaxial surface of lamina (left circle) and adaxial surface (right circle); B. node with interpetiolar stipules; C. umbel of flower buds, one of four removed; D. flower, lateral view, posterior petal erect, one posterior-lateral petal removed; E. petals, above left an anterior-lateral petal, the other two posterior-lateral petals; F. partial androecium laid out, abaxial view, the stamen at left opposite posterior petal; G. gynoecium, anterior style in middle; H. apex of style; I. fruit, dried but intact; J. one pyrene of fruit with flesh removed, adaxial view (left) and abaxial view (right); K. cross-section of one pyrene of fruit with flesh removed. Scale bar equivalents: A, 4 cm (0.8 mm); B, 4 mm; C, 8 mm; D, 6.7 mm; E, 5 mm; F, G, 3.3 mm; H, 2 mm; I–K, 1.3 cm. Based on: A–H, *Rzedowski & McVaugh 1409*, MICH; I–K, *McVaugh 16037*, MICH.

established by the 2010 phylogeny, but one possibility is that it evolved in dry vegetation of central Mexico, home to the Mexican endemic *Calcicola*, which is sister to *Malpighia* and to a large group of Old World genera (Davis & Anderson, 2010); see the discussion above under *Calcicola*. It is also of interest that *M. albiflora* (Cuatrec.) Cuatrec., a species of southern Central America and adjacent Colombia, is sister to the rest of the Mesoamerican species (Davis & Anderson, 2010), because its fruit, while fleshy as in most species, breaks apart into separate mericarps at maturity, as in *Calcicola* and *Mascagnia*. Finally, the perplexing species *Malpighia leticiana* (W. R. Anderson) W. R. Anderson & C. Davis, known only from its type, deserves special comment. Its immature fruit bears coriaceous, probably succulent lateral wings, which originally led to its being described in *Mascagnia*. The latest phylogeny (Davis & Anderson, 2010) shows it to be embedded among the Mexican species of *Malpighia*, for which reason it was reassigned to *Malpighia*. Its fruit presumably represents some kind of reversal to an ancestral condition; further comment is not possible until it is better known. See the discussion of this species and of the problem of distinguishing *Malpighia* from *Mascagnia* in Anderson & Davis, 2005.

***Mascagnia*:** approximately 40 species of woody vines wind-dispersed by winged samaras, found in South America, Central America, and Mexico, with that range soon to be enlarged to include the West Indies when the five species currently assigned to *Triopterys* are absorbed into *Mascagnia* (Anderson & Davis, 2013 [in press]). *Mascagnia* as a whole (including *Triopterys*) is strongly supported in our latest tree (Davis & Anderson, 2010), but major branches within the genus are unsupported. Nevertheless, it seems likely that the genus originated in South America, where its closest sister *Amorimia* is endemic. *Mascagnia* in South America includes many species with the petals pink, lavender, or white and a smaller number of species with yellow petals; both colors are present in Mexico. The five Mexican species represent three or possibly only two lineages.

***M. lilacina* (S. Watson) Nied. and *M. polybotrya* (A. Juss.) Nied. (Fig. 22):** endemic to Mexico, both with petals blue or lavender; they grow in seasonally dry habitats, *M. lilacina* limited to northern Mexico (Coahuila, Durango, Nuevo León, Tamaulipas, and San Luis Potosí) and *M. polybotrya* to western and southern Mexico (from Michoacán to Oaxaca). The phylogeny in Davis & Anderson, 2010, shows these to be sister taxa, presumably derived from a common Mexican ancestor, but the lack of resolution at higher nodes in that tree makes it impossible

to say more about the source of that ancestor at this time (but see note below under *M. vacciniifolia* and *M. almedae*). The ecology and distribution of *M. lilacina* suggest that a similar plant may have been ancestral to *Calcicola* (see discussion above).

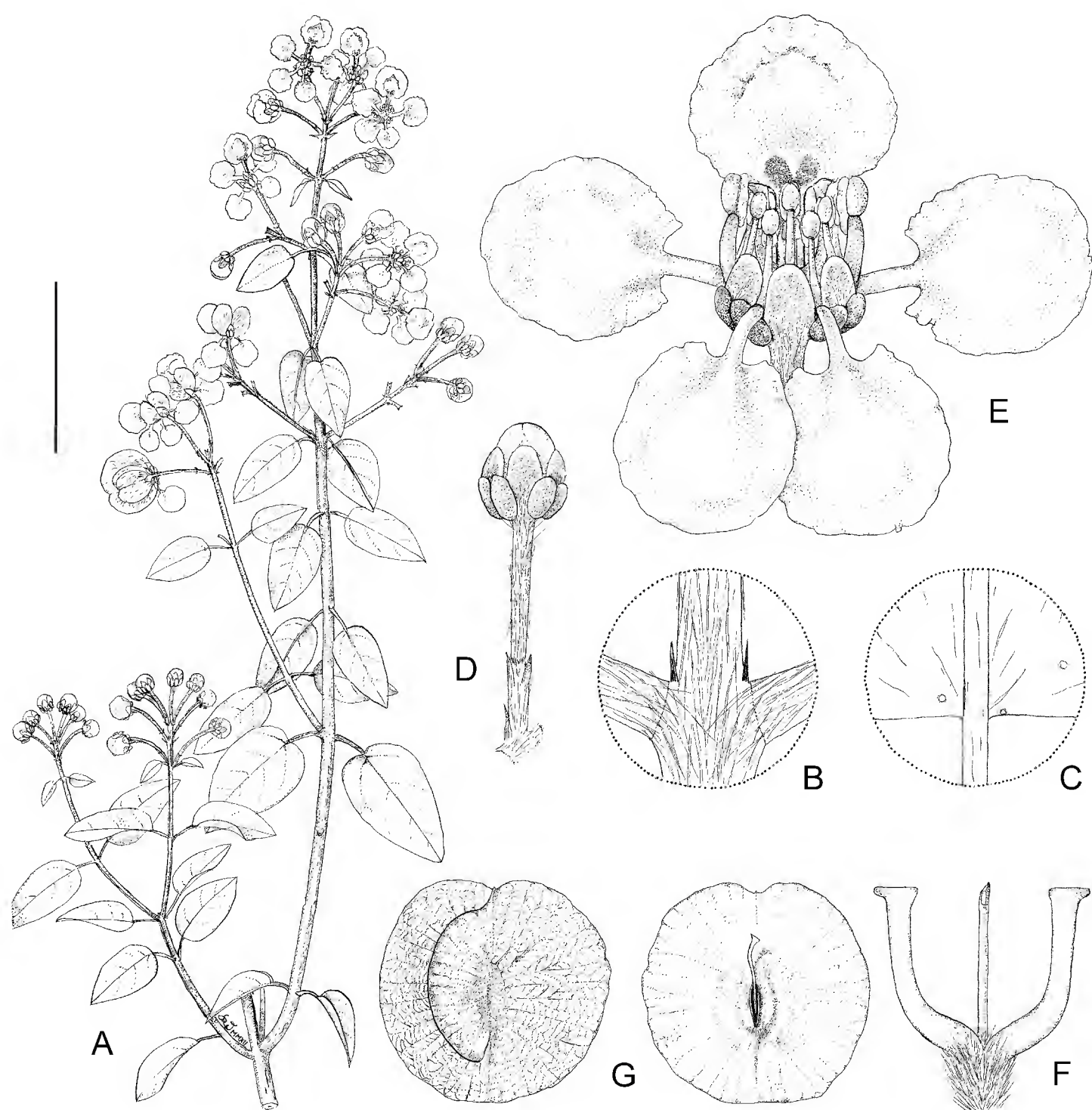


Fig. 22. *Mascagnia lilacina*. A. flowering branch; B. node showing interpetiolar stipules; C. abaxial base of lamina to show glands; D. flower bud; E. flower, posterior petal uppermost; F. gynoecium, anterior style in center; G. samaras, abaxial view (left), adaxial view (right). Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 2 mm; C, 5.7 mm; D, 8 mm; E, 5.7 mm; F, 4 mm; G, 2 cm. Based on: A–F, *Johnston 8514*, GH; G, *Johnston 9001*, GH.

***M. tomentosa* C. E. Anderson:** C. Anderson (2001) described this yellow-flowered species to accommodate plants distributed from Nicaragua to Chiapas, Oaxaca, and Veracruz. Its sister species (Davis & Anderson, 2010) are South American, and *M. tomentosa* seems most likely to have originated in Central America from an immigrant from South America and spread northward to southeastern Mexico.

***M. vacciniifolia* Nied. and *M. almedae* W. R. Anderson:** petals lavender or pink; mostly found in mesic forests. *M. vacciniifolia* occurs from Costa Rica to southeastern Mexico (Chiapas, Oaxaca, and Veracruz), while *M. almedae* is known only from two collections in Chiapas; the latter is morphologically very close to *M. vacciniifolia* and probably a local derivative of the more widespread species. The phylogeny in Davis & Anderson, 2010, places *M. vacciniifolia* without support as sister to the rest of *Mascagnia*, but that placement seems unlikely to be correct, given that these species have triangular samaras without a dorsal winglet and at least *M. vacciniifolia* climbs by means of adventitious roots, which is unique in the family. When the phylogeny within *Mascagnia* is better resolved it is possible that all four of the Mexican species with lavender or pink petals will come together in a single lineage, presumably derived from some unknown immigrant from South America.

***Psychopterys* (Fig. 23):** eight species of southern Mexico and adjacent Belize and Guatemala, woody vines growing in matorral, tropical deciduous forests, and wet forests, wind-dispersed by winged samaras (Anderson & Corso, 2007). This distinctive lineage is embedded in the mostly South American *Hiraea* clade (Davis & Anderson, 2010), but its position in that group is not well resolved and it resembles other genera of the clade only in the butterfly-shaped samaras. The species probably all descended from a single immigrant from South America; nothing like it is known from farther south in Central America.

***Stigmaphyllon*:** 116 species, with a large group (subg. *Stigmaphyllon*) in the New World (mostly in South America) and a much smaller group (subg. *Ryssopterys*) in Asia (C. Anderson, 1997 & 2011). *Stigmaphyllon* reached Mexico six times.

***S. bannisterioides* (L.) C. E. Anderson (Fig. 24):** shrubs or woody vines in beach and mangrove vegetation along the Atlantic coast from Ceará, Brazil, to Veracruz, Mexico; also in the West Indies and coastal West Africa. Unlike most

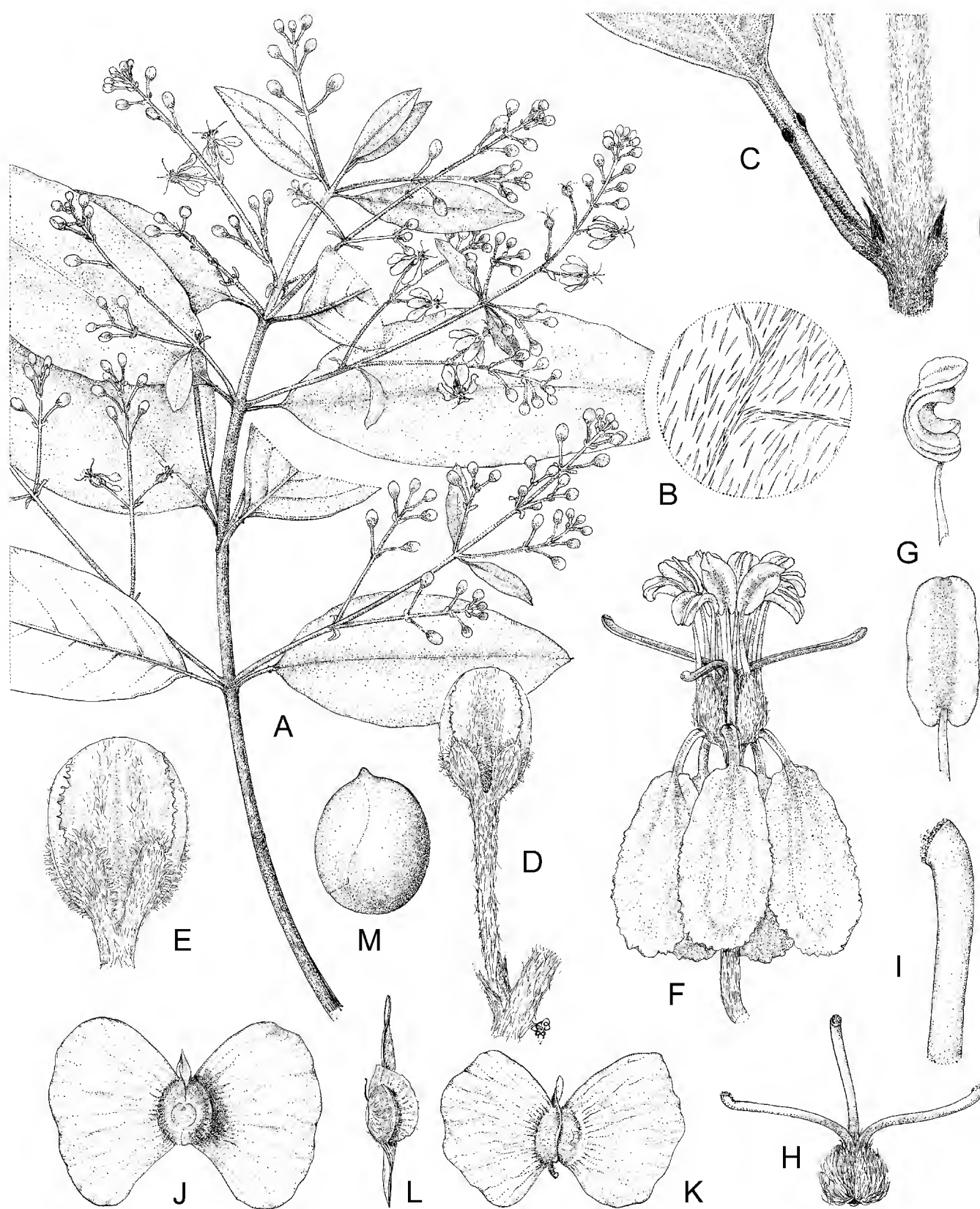


Fig. 23. *Psychopterys dipholiphylla* (Small) W. R. Anderson & S. Corso. A. flowering branch; B. enlargement of abaxial surface of lamina; C. node and base of leaf; D. flower bud with pedicel, bracteoles, bract, and portion of inflorescence axis; E. enlarged flower bud; F. flower; G. abaxial view of young anther (below) and twisted old anther (above); H. gynoecium; I. distal portion of style and stigma; J. samara, adaxial view; K. samara, abaxial view; L. samara with one lateral wing cut away, lateral view to show dorsal wing; M. embryo. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 2 mm; C, 8 mm; D, 5 mm; E, 3.3 mm; F, 5 mm; G, 2 mm; H, 5 mm; I, 1 mm; J–L, 2 cm; M, 8 mm. Based on: A–I, *Anderson 13819*, MICH; J, K, M, *Hahn s.n.*, P; L, *Hinton 7523*, NY.

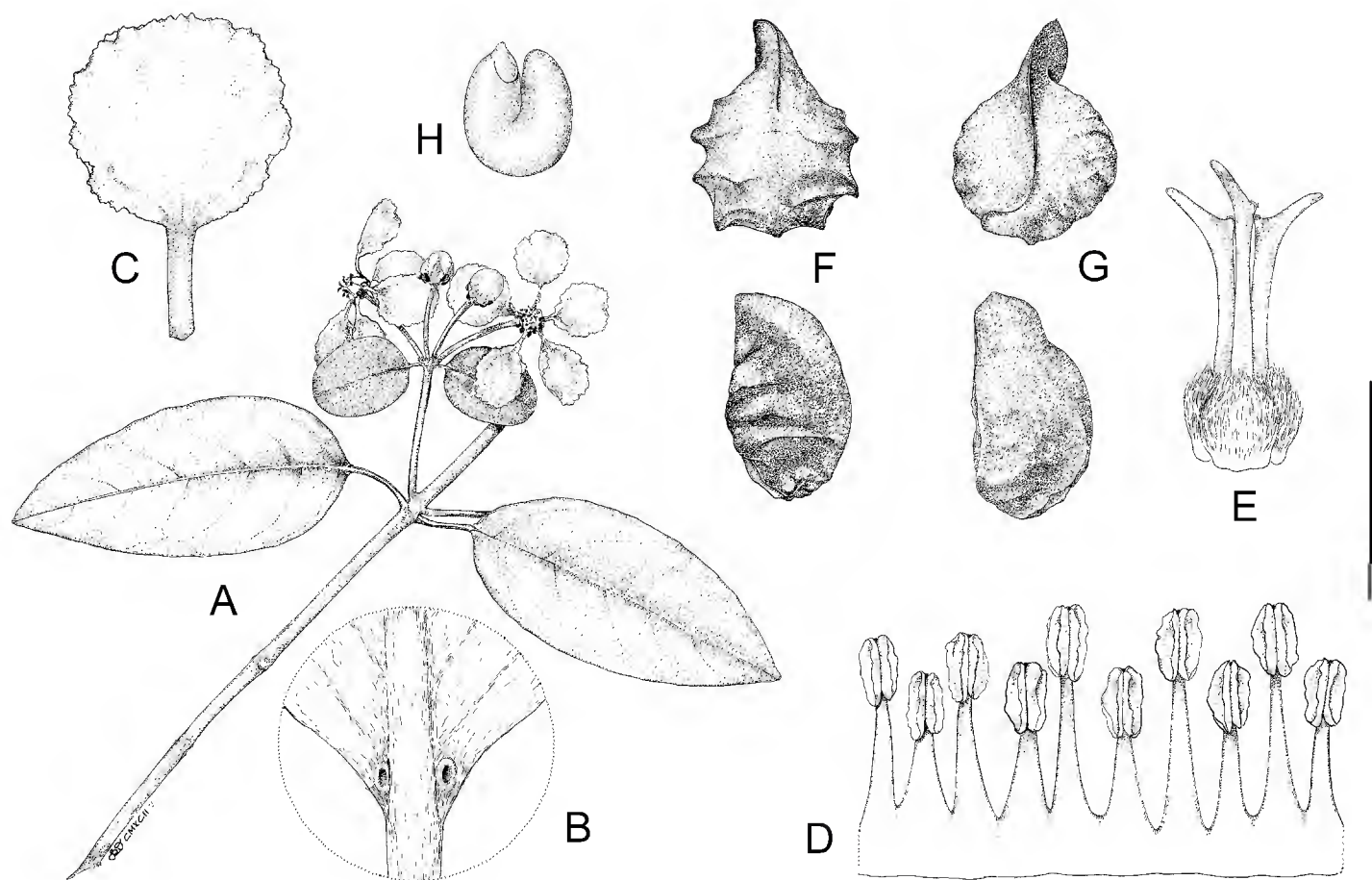


Fig. 24. *Stigmaphyllon bannisterioides*. A. flowering branch; B. base of lamina, abaxial view; C. posterior petal; D. androecium laid out, adaxial view, the stamen second from left opposite posterior petal; E. gynoecium, the anterior style in center; F, G. samaras, abaxial views (above) and lateral views (below), illustrating variation in size and shape of dorsal wing and lateral ornamentation; H. embryo. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 4 mm; C, 1 cm; D, E, 4 mm; F–H, 1.3 cm. Based on: A, B, *Crosby 42*, MICH; C–E, *Cremers 7812*, MICH; F, H, *Feuillet 898*, MICH; G, *Zanoni et al. 20185*, MICH.

species in the genus, this one is presumably dispersed by water, the wing of the mericarp being reduced to a rudimentary dorsal crest (Fig. 24). Unfortunately this species was not included in the last phylogeny of the family (Davis & Anderson, 2010), but its present distribution and lack of similarity to other species in Mexico makes it most likely to have arrived in Mexico independently of the other Mexican lineages (C. Anderson, pers. comm.).

***S. ellipticum* (Kunth) A. Juss.:** vines wind-dispersed by winged samaras, very common from northwestern South America throughout Central America to southeastern Mexico (the Yucatán Peninsula, Chiapas, Oaxaca, and Veracruz); often in dry disturbed vegetation, but also growing in more mesic forests. The morphology of this species is unlike other Mexican species and suggests an independent arrival in Mexico (C. Anderson, pers. comm.).

***S. lindenianum* A. Juss. and *S. retusum* Griseb.:** both woody vines wind-dispersed by winged samaras. They are morphologically similar and probably sisters (C. Anderson, 1997) and have similar but not identical ranges: *S. lindenianum* occurs from northwestern Colombia throughout Central America to southeastern Mexico (the Yucatán Peninsula, Chiapas, Oaxaca, and Veracruz); *S. retusum* occurs in Central America from Costa Rica northward and penetrates into Mexico as far as Puebla, Querétaro, and San Luis Potosí. Both grow in a wide variety of habitats, from seasonally dry matorral to wet forests. *Stigmaphyllon lindenianum* is embedded in a South American clade (Davis & Anderson, 2010), and *S. retusum* can be expected to be placed in the same clade, so they must represent the result of at least one immigration to Mexico; more likely they reached Mexico independently and should be counted as two Mexican lineages.

***S. pseudopuberum* Nied.:** vines wind-dispersed by winged samaras, endemic to Chiapas and adjacent Guatemala, in montane rain forests and other mesic vegetation; it is morphologically similar to *S. puberum* (Rich.) A. Juss., a species widespread in northern South America, the West Indies, and Central America reaching Guatemala and Belize but not reported from Mexico (C. Anderson, 1997). It seems likely that *S. pseudopuberum* originated in its present area from an immigrant that resembled *S. puberum*.

***S. selerianum* Nied. (Fig. 25):** vines wind-dispersed by winged samaras, endemic to tropical deciduous forests in Oaxaca and Chiapas; morphologically isolated, unlike any species in Central America, presumably derived from an immigrant from South America (C. Anderson, 1997 & pers. comm.).

***Tetrapteryx*:** In the broad sense still in use this is a genus of approximately 70 species of woody vines (sometimes shrubby), wind-dispersed by winged samaras, centered in South America but with species in Central America, Mexico, and the West Indies. Unfortunately, *Tetrapteryx* is clearly not monophyletic, as shown in the phylogeny in Davis & Anderson, 2010. The Mexican species represent five lineages, which will be discussed here in subgroups:

***Tetrapteryx* s. str.:** three species that clearly belong together in the same genus but that arrived independently in Mexico:

***T. discolor* (G. Mey.) DC.:** a variable but distinctive species or species complex, widespread in South America, that presumably migrated north

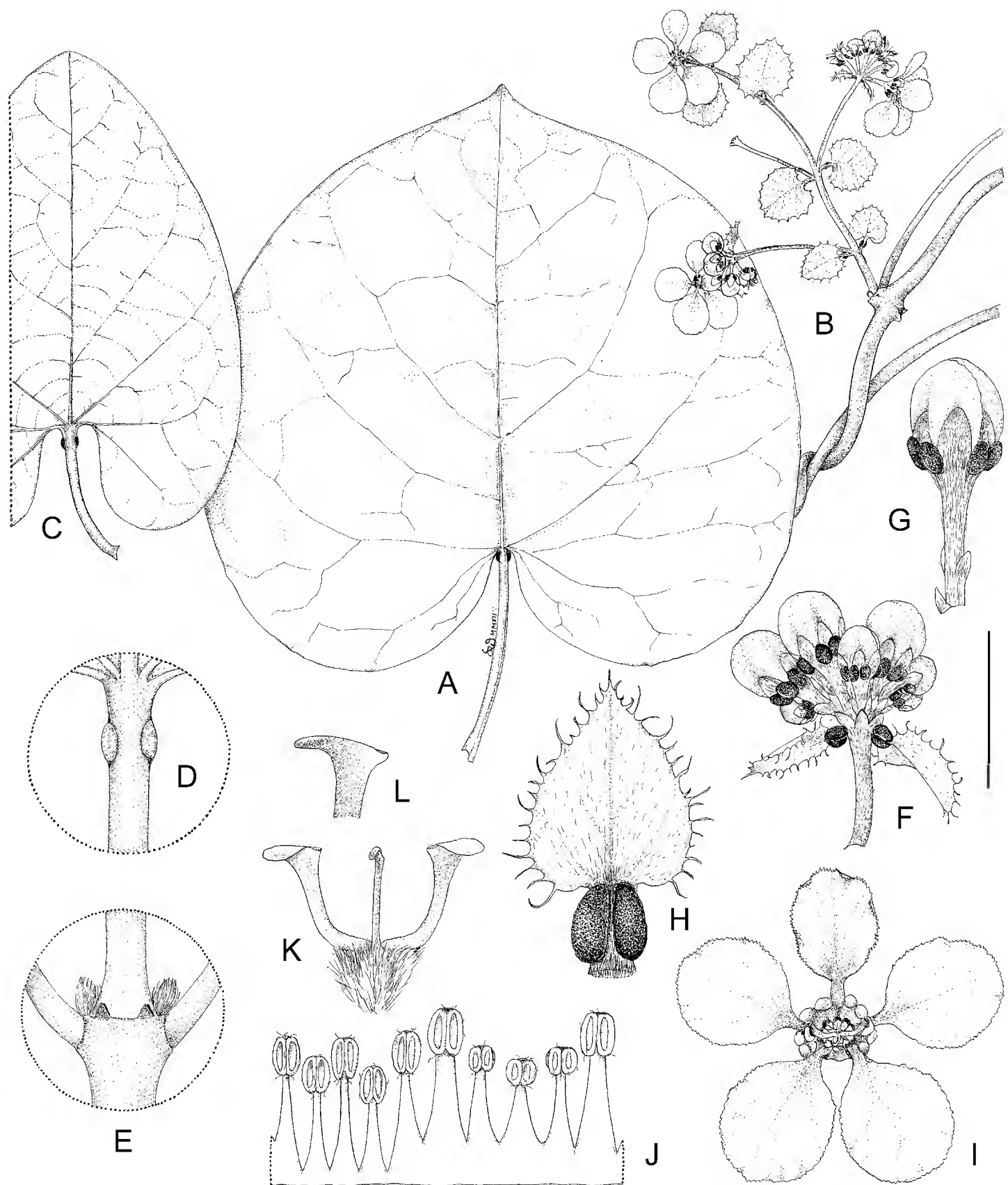


Fig. 25. *Stigmaphyllon selerianum*. A. large leaf; B. flowering branch; C. leaf; D. petiole with glands; E. node with stipules; F. inflorescence; G. flower bud; H. bract from below inflorescence, abaxial view; I. flower, posterior petal uppermost; J. androecium laid out, adaxial view, third stamen from right opposite posterior petal; K. gynoecium, anterior style in center; L. apex of anterior style, lateral view. Scale bar equivalents: A–C, 4 cm; D, E, 8 mm; F, 1.3 cm; G, 1 cm; H, 4 mm; I, 1.3 cm; J, K, 4 mm; L, 2 mm. Based on: A, I–L, *Anderson & Anderson 5555*, MICH; B–H, *Reyes García 333*, MICH.

into Central America, where it occurs mostly in wet forests in most countries, and thence into southeastern Mexico (Tabasco, Chiapas, Oaxaca, and Veracruz).

***T. schiedeana* Schltdl. & Cham. (Fig. 26):** throughout Central America from Costa Rica (with one collection from adjacent Panama) northward, very common in Mexico south of Sinaloa and Tamaulipas; mostly in wet or mesic forests but also in tropical deciduous forests. The relationships of this species within *Tetrapteryx* s. str. are not obvious, and the representation of the genus in our 2010 phylogeny is too poor to help with that problem, so for now we will have to be content with saying that its ancestor probably came from South America, but whether the species originated in Mexico and migrated south or originated in Central America and migrated north into Mexico is unknown.

***T. tinifolia* Triana & Planch.:** widespread in northern South America and throughout Central America into southeastern Mexico (Chiapas, Oaxaca, and Veracruz), in wet forests; sister to *T. goudotiana* Triana & Planch. of Central America and Colombia and many similar species of South America.

***Tetrapteryx* s. l. 1 (Fig. 27):** six species that occur in Mexico and/or northern Central America: *T. argentea* Bertol.: mesic forests of southeastern Mexico (Chiapas), Guatemala, and El Salvador; *T. cotoneaster* A. Juss.: endemic to tropical deciduous forests of southern Mexico (Guerrero, Morelos, Oaxaca); *T. heterophylla* (Griseb.) W. R. Anderson: tropical deciduous forests of southern Mexico (Guerrero, Oaxaca, Chiapas), Guatemala, and El Salvador; *T. mexicana* Hook. & Arn.: endemic to pine-oak forests and tropical deciduous forests of northwestern and southern Mexico from Sinaloa to Oaxaca; and *T. sp. nov. ined.*, endemic to oak woodlands in east-central Mexico (Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, and Veracruz). Those five species, plus a sixth undescribed species that is endemic to Honduras, form a clade that resembles *Tetrapteryx* s. str. in some characters but differs in others (especially the strictly marginal leaf glands). Unfortunately, none of these species was included among those sequenced for our recent phylogeny (Davis & Anderson, 2010), so the phylogenetic placement of this clade remains to be determined, but for the purpose of this paper it is enough to say that this clade is surely a single lineage in Mexico. Nothing like these plants occurs farther south in Central America or in northern South America; the closest possible

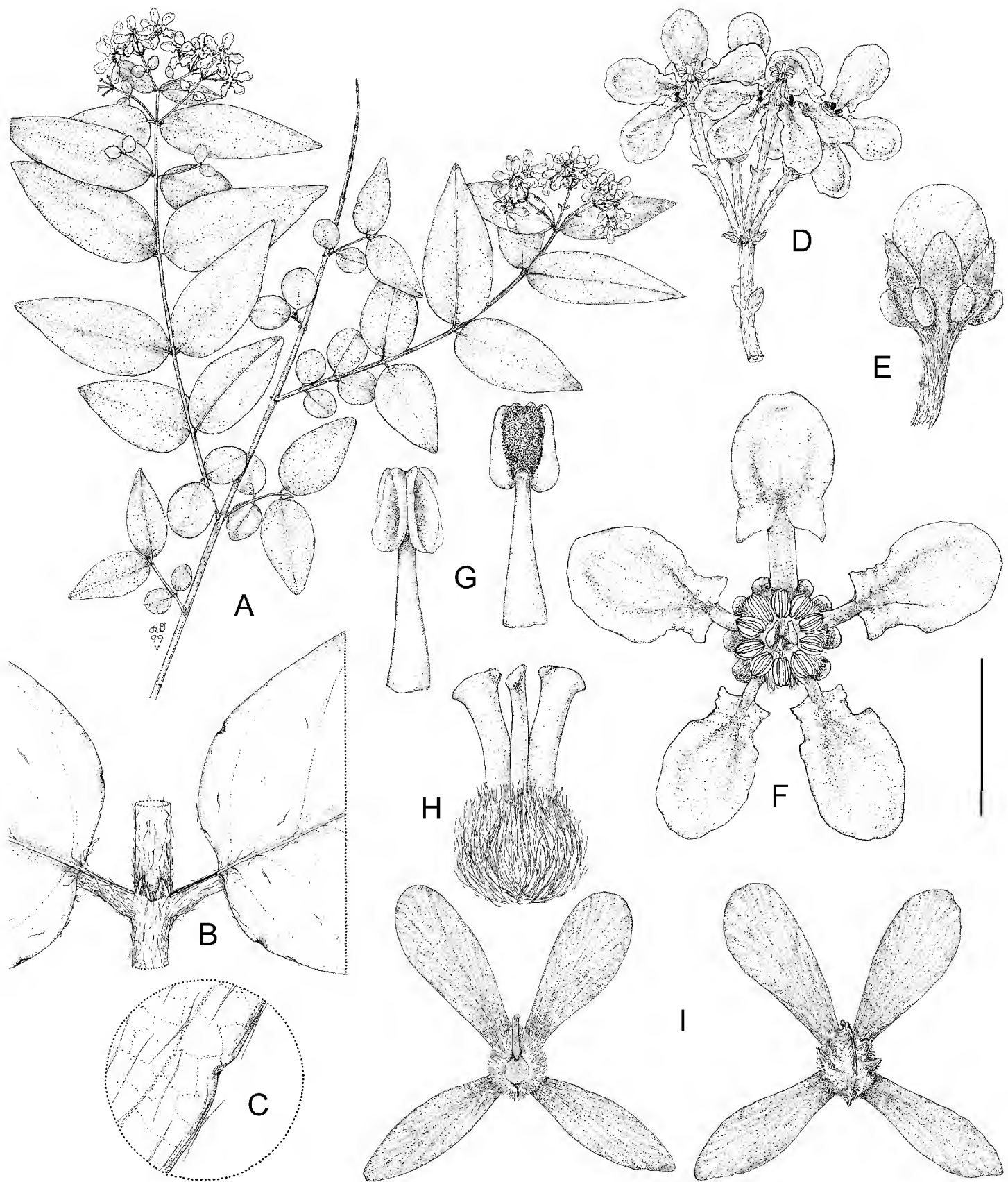


Fig. 26. *Tetrapteryx schiedeana*. A. flowering branch; B. node with stipules and adaxial view of leaf bases; C. marginal leaf gland, abaxial view; D. umbel; E. flower bud; F. flower, posterior petal uppermost; G. stamens, adaxial view (left) and abaxial view (right); H. gynoecium, anterior style in center; I. samaras, adaxial view (left) and abaxial view (right). Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 4 mm; C, 2 mm; D, 1 cm; E, F, 4 mm; G, H, 2 mm; I, 1.3 cm. Based on: A–H, *McVaugh 19046*, MICH; I, *McVaugh & Koelz 1305*, MICH.

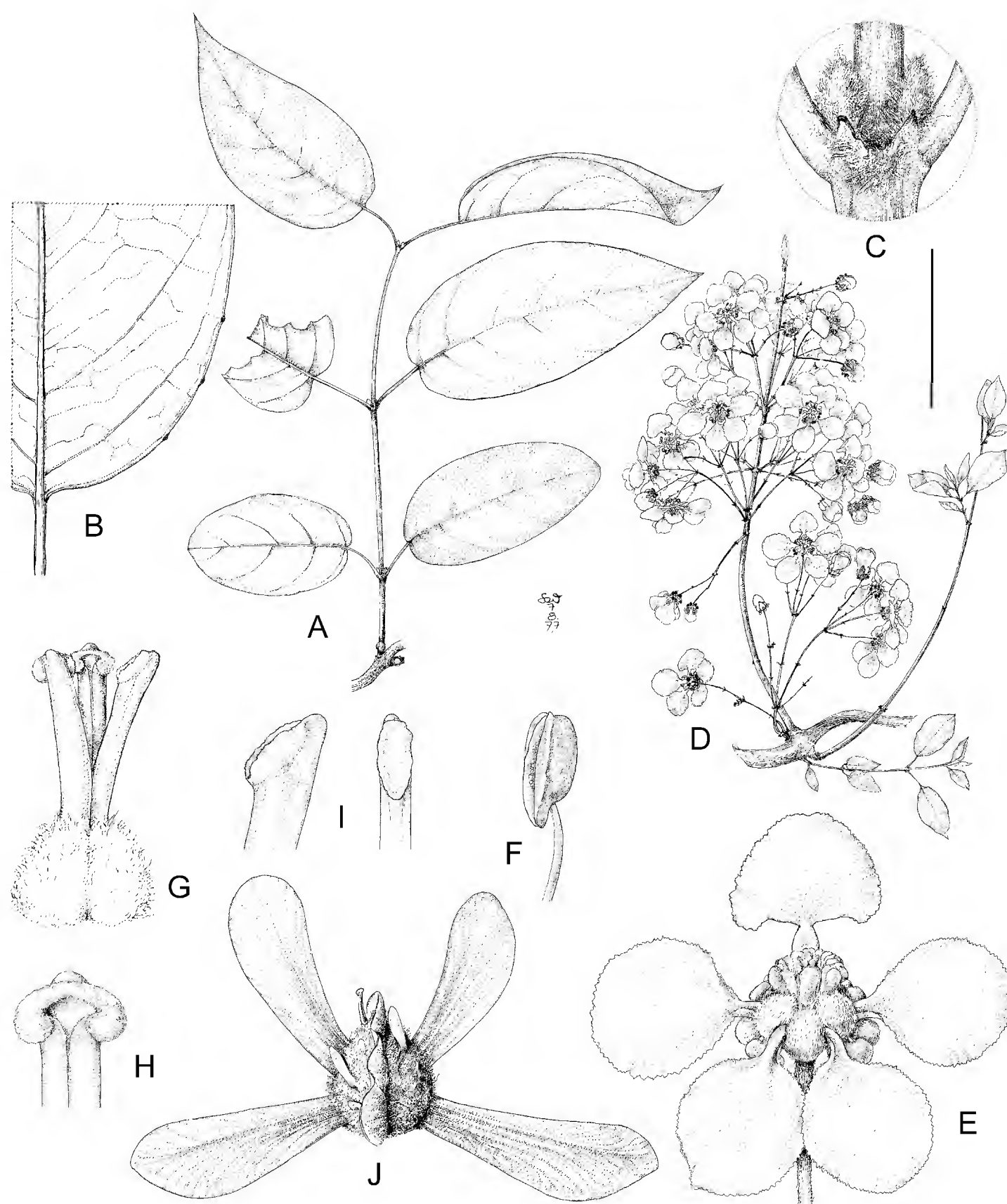


Fig. 27. *Tetrapteryx mexicana*. A. leafy branch; B. base of leaf, abaxial view, to show marginal glands; C. node to show interpetiolar stipules; D. flowering branch; E. flower, posterior petal uppermost; F. anther, lateral view; G. gynoecium, anterior style to right; H. distal portion of posterior-lateral style, adaxial view; I. distal portion of anterior style, lateral view (left) and adaxial view (right); J. samara, abaxial view. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, 1.3 cm; C, 4 mm; D, 4 cm; E, 8 mm; F, 2 mm; G, 2.7 mm; H, I, 1.3 mm; J, 8 mm. Based on: A–C, J, *McVaugh 11931*, MICH; D–I, *Anderson & Anderson 6137*, MICH.

relatives are probably *T. buxifolia* Cav. on Hispaniola and *T. bracteolata* Griseb. in southeastern Brazil. Whatever the ancestor of this clade may have been, it must have reached northern Central America or Mexico from some considerable distance.

***Tetrapteryx* s. l. 2 (Fig. 28):** two sister species (*T. arcana* C. V. Morton and *T. seleriana* Nied.) in diverse habitats (dry scrub to forest) from Nicaragua to the Yucatán Peninsula, Oaxaca, and Veracruz. Those species belong to a clade that is very strongly supported in our phylogeny (Davis & Anderson, 2010), where they are represented by *T. arcana*; it is morphologically quite distinct from *Tetrapteryx* s. str. and all the other species are South American, so it seems clear that the Mexican plants represent a single lineage derived from South American plants that moved north into Central America; such species were presumably similar to *T. styloptera* A. Juss., which is widespread in northern South America and reaches in Central America to Nicaragua.

Summary of Mexican lineages of Malpighiaceae: *Adelphia*, 1; *Aspicarpa*/*Gaudi-chaudia*, 1; *Banisteriopsis*, 2; *Bronwenia*, 2; *Bunchosia*, 1, possibly more; *Byrsonima*, 2; *Callicola*, 1; *Callaeum*, 1, possibly 2; *Carolus*, 1; *Christianella*, 1; *Cottsia*, 1; *Diplopteryx*, 1; *Echinopteryx*, 1; *Galphimia*, 1, possibly 2; *Heteropteryx*, 4; *Hiraea*, 4, possibly 3; *Lasiocarpus*, 1; *Malpighia*, 1; *Mascagnia*, 3, possibly 2; *Psychopteryx*, 1; *Stigmaphyllon*, 6; *Tetrapteryx*, 5. TOTAL: 42, possibly several more or fewer.

ADAPTATIONS FOR DISPERSAL IN MEXICAN LINEAGES OF MALPIGHIACEAE

Almost all the Malpighiaceae that reached Mexico had some kind of effective adaptation for dispersal. The majority of the species in Mexico now have wind-dispersed mericarps (winged or bristly), or probably evolved from wing-fruited ancestors by loss of the wing in Mexico (*Aspicarpa* spp.). Three genera have fleshy, bird-dispersed fruits, with *Bunchosia* and *Byrsonima* undoubtedly dispersed from South and Central America by means of such fruits; *Malpighia*, which seems to be of Mexican origin, may be derived from an ancestor with a mascagnoid samara (see the discussion above).

Two Mexican species grow near water and have mericarps with reduced wings that are surely dispersed by water. One, *Heteropteryx lindeniana*, seems

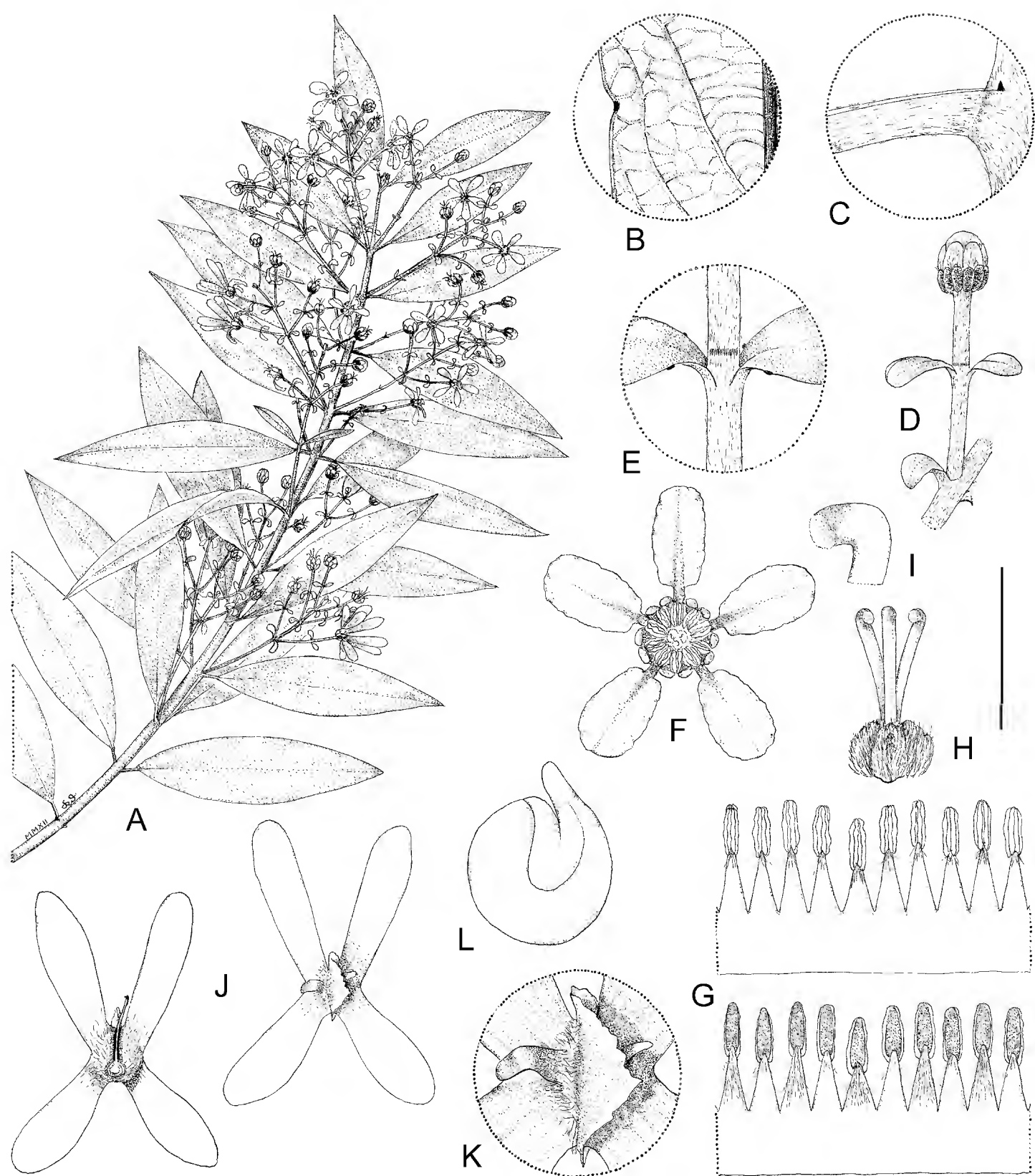


Fig. 28. *Tetraapterys seleriana*. A. flowering branch; B. marginal leaf gland, abaxial view; C. minute stipule beside base of petiole; D. flower bud on pedicel subtended by peduncle with subapical bracteoles, the peduncle in turn subtended by a bract; E. bracteoles with marginal glands near base; F. flower, posterior petal uppermost; G. androecium laid out, adaxial view above, abaxial view below, the stamen fifth from left opposite posterior petal; H. gynoecium, anterior style in center; I. distal portion of style; J. samaras, adaxial view (left) and abaxial view (right); K. enlargement of dorsal wings on samara; L. embryo. Scale bar equivalents: A, 4 cm; B, C, 4 mm; D, 8 mm; E, 4 mm; F, 6.7 mm; G, H, 2.7 mm; I, 0.8 mm; J, 1 cm; K, 4 mm; L, 2.2 mm. Based on: A–I, *Cabrera C. 5549*, MICH; J–L, *Matuda 3099*, MICH.

likely to have evolved from *H. laurifolia* in the Yucatán Peninsula or adjacent Central America, while the other, *Stigmaphyllon bannisterioides*, is widespread in the Caribbean region and probably followed the Atlantic coast from Brazil to Mexico.

One Mexican species, *Diplopterys mexicana*, is unknown in fruit. Its fruit seems most likely to be a winged samara, but it could also be adapted for dispersal by water like several related species in South America.

That brings us to *Galphimia*, possibly the most intriguing clade of Malpighiaceae in Mexico. The cocci of this genus (like those of its sister, *Verrucularia*) have no obvious adaptation for dispersal (Fig. 15), unless the persistent dried petals of some Mexican species aid in local dispersal (see discussion above). No South American species of *Galphimia* now occurs north of the Amazon or west of Bolivia, although one of the two species of *Verrucularia* does occur in Amazonas, Brazil, just south of Venezuela (W. Anderson, 1981). Moreover, the only species of *Galphimia* in Central America (*G. speciosa*) is not basal in the genus and is probably the result of extension of the range of a Mexican species southward. The genus *Galphimia* is clearly monophyletic (Davis & Anderson, 2010), and the strongly supported clade of *Galphimia*+*Verrucularia* is well-supported as sister to the *Lophanthera*+*Spachea* clade, a group of South America, Panama, and Costa Rica (Davis & Anderson, 2010). I see no way to escape the conclusion that the cocci of the ancestor of *Galphimia* traveled by long-distance dispersal from South America to Mexico, in spite of their unadorned exocarp, and there is no modern evidence that that dispersal was accomplished via a series of intermediate populations in northwestern South America or Central America.

POSSIBLE SOURCES OF MALPIGHIACEAE NOW IN MEXICO

The evidence available indicates that the Malpighiaceae originated and underwent their early diversification in South America, probably at a time when dissemination from South America to other continents was difficult (W. Anderson, 1990; Cameron et al., 2001; Davis et al., 2001; Davis & Anderson, 2010), so it is not really surprising to find that the *ultimate* source for all the Mexican lineages described above was South America. That statement, however, is an oversimplification that could lead to misinterpretation. The reality seems to be that the approximately 42 lineages of Malpighiaceae now found in Mexico can be arranged on a gradient from ones that represent nothing more than an extension of the range of a South

American species north into Mexico (e.g., *Heteropterys macrostachya*) to ones with roots presumably in South America but without any close relative in South America at this time (e.g., *Echinopterys*). The paragraphs below put the Mexican lineages into four groups that represent the two extremes of that gradient and two intermediate stations on the gradient.

1. Seventeen of the Mexican lineages of Malpighiaceae represent a straightforward range extension of a South American species or group of species that is embedded in a South American clade, leaving no basis for doubt that the Mexican plants originated in South America. 11 of these lineages have penetrated no farther than southeastern Mexico (defined here as all of Mexico from Veracruz and Oaxaca eastward) while the other six are more widespread in Mexico.

Adelphia hiraeta: South America to Tabasco and Chiapas

Banisteriopsis elegans: South America to Chiapas

Banisteriopsis muricata: South America to Chiapas and Oaxaca

Bronwenia acapulcensis: South America to Oaxaca and Guerrero

Bronwenia cornifolia: South America to southeastern Mexico

Byrsonima crassifolia: South America to southern Mexico

Carolus sinemariensis: South America to southern Mexico

Heteropterys brachiata group: South America to central and southern Mexico

Heteropterys laurifolia group: South America to southern Mexico

Heteropterys macrostachya: South America to Chiapas

Hiraeta reclinata: South America to southern Mexico

Hiraeta fagifolia: South America to southeastern Mexico

Hiraeta smilacina: South America to southeastern Mexico

Stigmaphyllon bannisterioides: South America to Veracruz

Stigmaphyllon ellipticum: South America to southeastern Mexico

Tetrapteryx discolor: South America to southeastern Mexico

Tetrapteryx tinifolia: South America to southeastern Mexico

2. The following nine species or species groups are Central American and Mexican lineages that do not or barely occur in South America but have unmistakable roots in South American clades of the same genus. Seven of these lineages have reached only southeastern Mexico, while the other two are more widespread in southern Mexico:

Christianella mesoamericana: Central America to Chiapas

Heteropteryx panamensis: Central America to Chiapas

Hiraea barclayana: Central America to northwestern Mexico

Mascagnia tomentosa: Central America to southeastern Mexico

Mascagnia vacciniifolia group: Central America to southeastern Mexico

Stigmaphyllon lindenianum: Central America and adjacent Colombia to southeastern Mexico

Stigmaphyllon pseudopuberum: Guatemala and Chiapas

Stigmaphyllon retusum: Central America to southern Mexico

Tetrapterys seleriana group: Central America to southeastern Mexico

3. The following nine lineages are Mexican, some also in Central America; they have congeners but no obvious close relatives in South America:

Bunchosia spp. group: Central America to Mexico, with one species also in the West Indies

Byrsonima bucidifolia: northern Central America and the Yucatán Peninsula of Mexico

Callaeum spp. group: Central America to Mexico

Diplopterys mexicana: Veracruz, Mexico

Galphimia spp. group: Mexico with one species also in Central America

Mascagnia lilacina group: southern to northeastern Mexico

Stigmaphyllon selerianum: southeastern Mexico

Tetrapterys mexicana group: northern Central America and Mexico

Tetrapterys schiedeana: Central America to southern Mexico

4. The following seven lineages seem likely to have evolved in Mexico, although some of them have extended their ranges southward and one (*Malpighia*) is widespread in the West Indies. The claim that their ultimate origin must have been in South America is based on their phylogenetic relationships (Davis & Anderson, 2010), not on their present distribution. For each lineage see the discussion above.

Aspicarpa/Gaudichaudia: Mexico and adjacent United States and Central America, with one derived species in northwestern South America

Calccicola: central Mexico

Cottsia: northern Mexico and adjacent United States

Echinopterys: Mexico

Lasiocarpus: southern Mexico

Malpighia: Mexico, Central America, northwestern South America, and the West Indies

Psychopterys: southern Mexico and adjacent Belize and Guatemala

THE FOSSIL GENUS *EOGLANDULOSA*

Reliably identifiable macrofossils of Malpighiaceae are few, but one fossil of what certainly appears to be a flower of Malpighiaceae dates from the Eocene and was described as *Eoglandulosa warmanensis* Taylor & Crepet (Taylor & Crepet, 1987). The fossil was found in Tennessee, USA, far north and east of Mexico; the family now extends barely north of Mexico, with two species in Arizona and New Mexico and six species in Texas; one Caribbean species is native to southernmost Florida. Two aspects of *Eoglandulosa* are informative about its most likely relationships: 1) All five sepals bear paired abaxial glands, whereas most of the more derived genera of the family have paired glands on the four lateral sepals and the anterior sepal is eglandular (or all the sepal glands are much reduced or absent). 2) The pollen is radially symmetrical and tricolporate, as in the genera near the base of our phylogeny (Davis & Anderson, 2010; Anderson et al., 2012); more derived genera have globally symmetrical pollen with very diverse numbers and distributions of colpi and apertures. Of the genera of Malpighiaceae now in Mexico, only *Byrsonima* has that combination of calyx glands and pollen type. Of the two species of *Byrsonima* currently in Mexico, *B. bucidifolia* is the one whose morphology suggests a possible ancestry in the Caribbean, with one possible sister being *B. lucida*, which is native in southernmost Florida today (see discussion of *Byrsonima* above). Lacking information on the age of *Byrsonima*, we cannot say with any confidence that *Eoglandulosa* was a *Byrsonima* or something related to *Byrsonima*, but it is tempting to speculate that *Eoglandulosa* may indicate an early invasion of North America by *Byrsonima*, perhaps travelling via the Caribbean. Beyond that, I cannot see that *Eoglandulosa* sheds much light on the origins of the lineages of Malpighiaceae currently in Mexico.

CONCLUSIONS

The Malpighiaceae in Mexico today represent approximately 42 lineages, all with their *ultimate* roots in South America, so this family, at least, gives strong support to Rzedowski's generalization (1991) about the affinities of the Mexican flora with plants of South America. Some of those lineages probably arrived recently, diverging little in Mexico and, in many cases, not or hardly penetrating beyond the relatively mesic vegetation of southeastern Mexico into the seasonally dry vegetation types that abound to the west and north. Other lineages (e.g., *Aspicarpa*/*Gaudi-*

chaudia and *Galphimia*) probably reached Mexico long ago, if one can judge from their ecological success and phyletic diversification throughout much of Mexico. Indeed, several lineages must have originated in Mexico from unknown ancestors whose South American source can be inferred only from interpretation of a phylogenetic tree. Most of the Malpighiaceae that reached Mexico have (or originally had) effective adaptations for dispersal, the one notable exception to that statement being the genus *Galphimia*; that is as one would expect in a suite of plants that had to migrate short to long distances to reach Mexico. Even so, one of the most interesting conclusions I can draw from the data presented above is that in a number of cases there is no evidence that the ancestors now in Mexico reached that country by means of gradual extension of terrestrial ranges (“stepping-stone” dispersal). The evidence now available indicates that there have been a number of long-distance dispersal events from South America to Mexico; for discussion of the importance of long-distance dispersal in Neotropical plant lineages, see Christenhusz & Chase, 2013.

ACKNOWLEDGEMENTS

The beautiful drawings in this paper are all from the talented pen of Karin Douthit. I am indebted to Christiane Anderson and Charles Davis for many years of collaboration and exchange of information and ideas. Socorro González Elizondo very kindly helped by translating my abstract from English into Spanish.

LITERATURE CITED

- Anderson, C. 1995. Revision of *Thryallis* (Malpighiaceae). Contr. Univ. Michigan Herb. 20: 3-14.
- Anderson, C. 1997. Monograph of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). Syst. Bot. Monogr. 51: 1-313.
- Anderson, C. 2001. Novelties in *Mascagnia* (Malpighiaceae). Brittonia 53: 405-415.
- Anderson, C. 2007. Revision of *Galphimia* (Malpighiaceae). Contr. Univ. Michigan Herb. 25: 1-82.
- Anderson, C. 2011. Revision of *Ryssopterys* and transfer to *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). Blumea 56: 73-104.
- Anderson, W. R. 1981. Malpighiaceae. In The botany of the Guayana Highland—Part XI. Mem. New York Bot. Gard. 32: 21-305.
- Anderson, W. R. 1990. The origin of the Malpighiaceae—The evidence from morphology. Mem. New York Bot. Gard. 64: 210-224.

- Anderson, W. R. 1993. Chromosome numbers of neotropical Malpighiaceae. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 19: 341-354.
- Anderson, W. R. 2006. Eight segregates from the neotropical genus *Mascagnia* (Malpighiaceae). *Novon* 16: 168-204.
- Anderson, W. R. & S. Corso. 2007. *Psychopterys*, a new genus of Malpighiaceae from Mexico and Central America. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 25: 113-135.
- Anderson, W. R. & C. C. Davis. 2005. Transfer of *Mascagnia leticiiana* to *Malpighia* (Malpighiaceae). *Contr. Univ. Michigan Herb.* 24: 45-49.
- Anderson, W. R. & C. C. Davis. 2006. Expansion of *Diplopterys* at the expense of *Banisteriopsis* (Malpighiaceae). *Harvard Pap. Bot.* 11: 1-16.
- Anderson, W. R. & C. C. Davis. 2007. Generic adjustments in neotropical Malpighiaceae. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 25: 137-166.
- Anderson, W. R. & C. C. Davis. 2013 [in press]. Combination of *Mascagnia* and *Triopterys* (Malpighiaceae). *Mem. New York Bot. Gard.* 108: 191-203.
- Anderson, W. R., C. Anderson & C. C. Davis. 2012. Malpighiaceae. Herbarium, University of Michigan. <http://herbarium.lsa.umich.edu/malpigh/index.html>.
- Cameron, K. M., M. W. Chase, W. R. Anderson & H. G. Hills. 2001. Molecular systematics of Malpighiaceae: Evidence from plastid *rbcL* and *matK* sequences. *Amer. J. Bot.* 88: 1847-1862.
- Christenhusz, M. J. M. & M. W. Chase. 2013. Biogeographical patterns of plants in the Neotropics — dispersal rather than plate tectonics is most explanatory. *Bot. J. Linn. Soc.* 171: 277-286.
- Davis, C. C. & W. R. Anderson. 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *Amer. J. Bot.* 97: 2031-2048.
- Davis, C. C., W. R. Anderson & M. J. Donoghue. 2001. Phylogeny of Malpighiaceae: Evidence from chloroplast *ndhF* and *trnL-F* nucleotide sequences. *Amer. J. Bot.* 88: 2031-2048.
- Gates, B. 1982. *Banisteriopsis*, *Diplopterys* (Malpighiaceae). *Fl. Neotropica* 30: 1-238.
- Johnson, D. M. 1986. Revision of the neotropical genus *Callaeum* (Malpighiaceae). *Syst. Bot.* 11: 335-353.
- Nieden zu, F. 1928. Malpighiaceae. *Das Pflanzenreich*, ed. A. Engler, IV. 141: 1-870.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.* 14: 3-21.
- Pérez-García, E. A., J. A. Meave & S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: Origin and biogeographical implications. *Acta Bot. Mex.* 100: 149-193.
- Taylor, D. W. & W. L. Crepet. 1987. Fossil floral evidence of Malpighiaceae and an early plant-pollinator relationship. *Amer. J. Bot.* 74: 274-286.

Recibido en febrero de 2013.

Aceptado en abril de 2013.

NORMAS EDITORIALES E INSTRUCCIONES PARA LOS AUTORES

Acta Botanica Mexicana es una publicación del Instituto de Ecología, A.C. que aparece cuatro veces al año. Da a conocer trabajos originales e inéditos sobre temas botánicos y en particular los relacionados con plantas mexicanas. Todo artículo que se presente para su publicación deberá dirigirse al Comité Editorial de *Acta Botanica Mexicana*, en el entendido de que todos los autores están de acuerdo en su publicación; las contribuciones deberán ser originales e inéditas y no haber sido publicadas ni enviadas simultáneamente a otra revista para su publicación. Los artículos serán evaluados por pares, en principio los árbitros mantendrán su anonimato. Toda contribución deberá ajustarse a las siguientes normas e instrucciones.

NORMAS

Principalmente se publicarán artículos escritos en español, aceptándose cierta proporción de trabajos redactados en inglés, francés o portugués. Todo trabajo recibido por el Comité Editorial merecerá un inmediato acuse de recibo.

El Comité Editorial considerará, en primera instancia, la presentación y el estilo del artículo. Posteriormente será sometido a un sistema de arbitraje por pares. En el referéndum participarán dos científicos especialistas en el tema, cuyas opiniones serán consideradas para la aceptación del trabajo. En caso de divergencia entre los árbitros, el artículo y las opiniones serán presentadas a un tercer revisor. Cuando el trabajo haya sido aceptado, el manuscrito con los dictámenes de los revisores se enviará a los autores para realizar las modificaciones pertinentes. Si la versión corregida no fuera devuelta en los seis meses posteriores a la recepción de la revisión se considerará que el trabajo ha sido retirado para su publicación. La decisión final sobre la aceptación de un trabajo corresponderá al propio Comité Editorial, tomando en cuenta las opiniones de los revisores.

El orden de publicación atenderá a las fechas de recepción y aceptación del trabajo. La fecha de recepción corresponde a la versión que cumple con los requerimientos de presentación y estilo solicitados por la revista. Cuando el trabajo sea aceptado para su publicación, el autor principal será notificado por escrito del número de revista en el que aparecerá y los costos derivados del derecho de página y compra de sobretiros.

No se aceptarán trabajos que, pudiendo integrarse como unidad, sean presentados por separado en forma de pequeñas contribuciones o notas numeradas. Asimismo, no serán aceptadas contribuciones preliminares o inconclusas, que sean factibles de terminar a mediano o corto plazos. Todo trabajo rechazado para su publicación no será aceptado con posterioridad.

INSTRUCCIONES

Enviar el escrito, incluyendo las imágenes y cuadros, en versión electrónica (en formato Word o RTF). La versión impresa puede ser enviada, pero no es indispensable. Las imágenes (ilustraciones en dibujo de línea, fotografías, gráficas y mapas), además deberán enviarse como archivos separados del documento de texto; en su presentación considere el formato de la revista. Los originales eventualmente pueden ser requeridos en cualquier etapa del proceso editorial.

El texto deberá ir a doble espacio, con letra de 12 puntos, en tamaño carta (21.5 x 28 cm), con márgenes de 3 cm, numeradas consecutivamente desde los resúmenes hasta la literatura citada. La carátula incluirá el título en español y en inglés, el nombre completo del autor o autores, créditos institucionales, dirección postal y electrónica. Favor de especificar el autor de contacto. Las leyendas

de las ilustraciones se concentrarán todas en secuencia numérica en una (o varias) hojas por separado. La ubicación aproximada de cada figura deberá señalarse en el texto, anotando el número de figura en el margen izquierdo.

El texto debe incluir un resumen en el idioma en el que está escrito y/o en español, con una extensión proporcional a la del trabajo. Si el artículo está escrito en inglés, francés o portugués, se recomienda un amplio resumen en español.

Los dibujos de línea y las fotografías deberán tener resoluciones mínimas de 600 y 300 dpi respectivamente y guardarse con la extensión .tiff. Las gráficas y mapas generados en programas de análisis estadístico o sistemas de información geográfica, deberán entregarse en los formatos eps o pdf; si se incluyen gráficas en Excel, deberán también presentarse en el mismo formato de este programa. La publicación de imágenes en color implica un costo adicional; se recomienda agruparlas en láminas, evitando su presentación en forma aislada.

Para consignar las referencias bibliográficas en el texto se empleará el estilo Harvard. En el apartado de Literatura Citada las citas se presentarán en orden alfabético, según las primeras letras del apellido del primer autor. Todas las referencias en el texto deberán aparecer en esta sección y viceversa.

Cada componente de una cita, según se trate de un artículo, libro, tesis, etc., se separará con un punto. El orden de dichos componentes es en el caso de artículos: autor(es), año de publicación, título del artículo, nombre abreviado de la revista, volumen y páginas (separando volumen de página con dos puntos); en el de libros: autor(es), año, título, nombre del editor (si existe), número de la edición (si no es la primera), nombre y ubicación de la editorial (Ed.) o de la Institución donde se imprimió la obra y paginación total o específica si sólo se consultó parte de la obra. Para las referencias electrónicas se sigue el patrón básico de un libro, incluyendo la dirección en internet y la fecha de consulta.

Todo trabajo de tipo taxonómico deberá ajustarse a la última edición del Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

La contribución deberá estar redactada y escrita correctamente y sin errores. Se sugiere que el borrador del artículo se someta a la lectura de por lo menos dos personas con experiencia en la redacción de trabajos similares. Para cualquier duda referente a la presentación de los escritos consulte la página de la revista: <http://www1.inecol.edu.mx/abm>

COSTOS DE PUBLICACIÓN Y SOBRETUROS

El Instituto de Ecología no pretende lucrar con la publicación de *Acta Botanica Mexicana*; a través de la solicitud de una contribución institucional para el financiamiento de cada publicación, sólo trata de recuperar una parte de los gastos derivados de dicha actividad.

La cuota por concepto de derecho de página es de \$20.00 para México y \$ 16.00 u.s.d. para el extranjero, quedando sujeta a cambios posteriores acordes con el aumento de los costos de impresión y relativos. El monto de la contribución se indicará junto con la aceptación definitiva del trabajo, de manera que el autor disponga de tiempo para tramitar esta ayuda.

Se obsequiarán a los autores 25 sobretiros por artículo. Si se desean sobretiros adicionales éstos se cobrarán al costo de impresión de los mismos. Al devolver a los editores las pruebas de plana corregidas, cada autor deberá incluir el importe determinado para la publicación de su trabajo y de los sobretiros extras solicitados.

Enviar correspondencia a: *Acta Botanica Mexicana*. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Apartado postal 386, Ave. Lázaro Cárdenas 253, C.P. 61600 Pátzcuaro, Michoacán.
correo electrónico: rosamaria.murillo@inecol.edu.mx

Acta Botanica Mexicana Núm. 104
consta de 500 ejemplares y fue impresa en la
Imprenta Tavera Hermanos, S.A. de C.V.
Av. Lázaro Cárdenas Núm. 3052
Morelia, Mich.
el mes de julio de 2013

Toda correspondencia referente a suscripción, adquisición de números o canje, debe dirigirse a:

Acta Botanica Mexicana

Instituto de Ecología, A. C.

Centro Regional del Bajío

Apartado postal 386

61600 Pátzcuaro, Michoacán, México

rosamaria.murillo@inecol.edu.mx

Suscripción anual: México \$300.00 Extranjero \$30.00 U.S.D.

Acta Botanica Mexicana es una publicación trimestral, julio 2013. Editor responsable: Jerzy Rzedowski Rotter. Composición tipográfica: Damián Piña Bedolla. Número de Certificado de Reserva otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor: 04-2004-0719192751000-102. Número de Certificado de Licitud de título: 13454. Número de Certificado de Licitud de Contenido: 11027. Domicilio de la publicación: Ave. Lázaro Cárdenas 253, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México. Tel. (434) 3 42 26 98. Imprenta: Imprenta Tavera Hermanos, S.A. de C.V. Ave. Lázaro Cárdenas 3052, Col. Chapultepec Sur, 58260 Morelia, Michoacán, México. Distribuidor: Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Ave. Lázaro Cárdenas 253, apdo. postal 386, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México. <http://www1.inecol.edu.mx/abm>

